REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

TOME 52

Avec 1 planche

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1945

TABLE DES MATIÈRES

du Tome 52

Fascicule 1. Février 1945.

Fascicule 2. Juin 1945.

Fascicule 3. Août 1945.

Fascicule 4. Décembre 1945.

Fascicule supplémentaire n° 1. Février 1945.

TABLE DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

TOME 52

Avec 1 planche

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1945

TABLE DES MATIÈRES

du Tome 52

Fascicule 1. Février 1945.

Fascicule 2. Juin 1945.

Fascicule 3. Août 1945.

Fascicule 4. Décembre 1945.

Fascicule supplémentaire n° 1. Février 1945.

TABLE DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

Tome 52, nº 1. — Février 1945

Les cônes protoplasmiques de l'ovocyte d'*Eulota fruticum* Müll.

par

Jean-Louis PERROT[1]

Avec la planche 1.

Ikeda a publié à Tokio, en 1930, une note sur ce qu'il a appelé les « cônes de fécondation » d'*Eulota similaris stimpsoni* Pfeiffer. Ce Mollusque Pulmoné stylommatophore appartient à la famille des Eulotidés, proche parente de celle des Hélicidés.

Déjà Perez (1879) et Meisenheimer (1907-12) avaient constaté dans l'ovocyte d'*Helix aspersa* et d'*Helix pomatia* des expansions protoplasmiques très particulières, mais ils ne purent les étudier de façon précise. Meisenheimer interpréta ces formations dans le sens d'une défense de l'ovocyte contre la polyspermie, mais cette hypothèse est infirmée par certaines observations que j'ai faites sur *Helix pomatia*. En effet, bien que la monospermie semble être la règle chez cette espèce, il n'est pas rare de trouver plusieurs spermatozoïdes dans les œufs pourvus de cônes protoplasmiques.

Je laisserai de côté dans ce travail la question de ces formations étranges chez les Hélicidés, me réservant d'y revenir dans un travail d'ensemble, et j'essaierai de serrer d'un peu plus près le problème dans une espèce donnée, très voisine de celle étudiée par Ikeda, l'*Eulota fruticum* Müller de notre région.

---

[1] Je tiens à remercier ici très vivement M. le Professeur Guyénot dans le laboratoire duquel se sont effectuées ces recherches, en 1939-40, et qui a bien voulu faire contribuer le fonds Topali, aux frais d'impression de ce modeste mémoire.

Résumé du travail d'Ikeda.

C'est au moment de la dissolution de la vésicule germinative qu'apparaissent un certain nombre d'expansions papillaires, surgissant en divers points de la surface de l'ovocyte. Vers la métaphase de la première division de maturation, tous les cônes sont formés d'une manière synchrone, mais il n'y en a qu'un, dans chaque ovocyte, qui reçoive un spermatozoïde.

Ces cônes sont formés:

1) d'un ectoplasme hyalin, plus épais au sommet,

2) d'un endoplasme, composé lui-même:

a) d'une partie basale contenant des plaquettes vitellines et des granulations semblables à celles contenues dans l'ovocyte,

b) d'une partie moyenne sans plaquettes,

c) d'une partie terminale de nature muqueuse, se colorant intensément et se prolongeant en un fin filament aboutissant au sommet du cône.

La pénétration du spermatozoïde semble se faire dans la chambre de fécondation [1] pendant la métaphase de la première division de maturation, après la formation des cônes.

La tête du spermatozoïde conserve sa forme originale dans la partie terminale du cône, bien qu'elle enfle légèrement. Ikeda n'a jamais observé une tête conique autre part que dans un cône. La tête du spermatozoïde devient plus volumineuse dans la partie basale du cône et prend bientôt la forme d'une coupe.

De ces observations, l'auteur conclut que l'élément mâle pénètre dans l'ovocyte uniquement par un cône, mais il est, dit-il, incapable d'établir de quelle façon il y entre. Il est probable, ajoute-t-il, que le spermatozoïde est capturé par la substance muqueuse du cône, puis transporté ainsi à l'intérieur. Ikeda ajoute: La tête du spermatozoïde seule semble pénétrer, et la queue, immensément longue, est laissée dehors.

Enfin, il admet que ces expansions protoplasmiques sont tout

---

[1] Partie terminale renflée du canal hermaphrodite (cf. Perrot, dans la bibliographie).

à fait différentes quant à leur structure et quant à leur mode de formation, des cônes de fécondation des autres animaux.

Considérant d'une part que ces cônes sont en nombre relativement constant et formés à différents points de la surface de l'ovocyte — indépendamment du nombre de spermatozoïdes environnants —, d'autre part, que le développement et la disparition de ces expansions ont lieu synchroniquement — non seulement dans un même œuf, mais dans tous les ovocytes présents dans la chambre de fécondation —, Ikeda pense que la formation des cônes doit dépendre de quelque chose d'autre que de la simple présence de spermatozoïdes à la surface de l'ovocyte.

Mes observations.

Il n'est pas difficile de se procurer des *Eulota fruticum* autour de Genève. On trouve des stations de cette jolie espèce un peu partout, notamment au bord de la Versoix, où des individus roses se mêlent à d'autres, plus nombreux, de la variété jaune typique. La coquille délicate laisse voir les taches de pigments noirs du manteau, et, chez les individus jeunes en particulier, l'on distingue par transparence et avec une netteté remarquable les battements du cœur.

L'espèce peut facilement être élevée en cristallisoir, et, disons-le en passant, les résultats de mes élevages montrent que l'autofécondation est pratiquement inexistante, en tout cas très exceptionnelle, chez cet escargot.

Pour étudier les ovocytes dans la chambre de fécondation, il s'agit de sacrifier les individus au moment de la confection du nid [1]. Ce nid n'est autre qu'un trou façonné dans la terre humide, de la longueur de la partie antérieure de l'animal, lorsque celle-ci est en pleine extension, et d'un diamètre d'à peine un centimètre.

En position de ponte, l'Escargot est légèrement contracté sur son nid, ce qui laisse un espace suffisant pour la ponte qui n'est constituée que par un nombre d'œufs relativement restreint (8-20 environ). Si l'on sacrifie l'Escargot trop tôt, on ne trouve aucun ovocyte dans la chambre de fécondation, encore moins dans le tractus génital inférieur. La descente des ovocytes n'a pas encore eu lieu. Au contraire, si l'animal est disséqué trop tard, bien qu'aucun œuf n'ait

[1] Cf. Perrot, dans la bibliographie.

encore été pondu, il arrive que la chambre de fécondation soit déjà vide et les quelques œufs constituant la ponte sont tous dans la seconde moitié du tractus génital (ovispermiducte et oviducte). Je donnerai plus loin (2004-2005) l'exemple de deux cas de ce genre. Cependant, lorsque la confection du nid peut être suivie à travers la paroi transparente du cristallisoir, l'on arrive assez bien à déterminer le moment où l'animal, se mettant en position de ponte, doit subir les premières contractions péristaltiques. C'est à ce stade que l'on a le plus de chance de trouver la chambre de fécondation pourvue d'ovocytes.

L'animal est alors saisi et disséqué le plus rapidement possible. Généralement l'ovotestis d'une part, le canal hermaphrodite d'autre part, sont plongés dans le liquide de Zenker. La seconde partie du tractus génital est ouverte et les œufs sont dénombrés, de même que ceux qui pourraient se trouver déjà dans le nid.

La chambre de fécondation, incluse dans la paraffine, est sectionnée en coupes de 12 à 14 microns, et les préparations sont colorées le plus souvent par l'hématoxyline ferrique, de façon à mettre bien en évidence les figures chromatiques, les têtes de spermatozoïdes et les flagelles.

Protocoles.

2004. — Le 8 juin, Escargot capturé sur son nid et sacrifié. Dans la partie inférieure du tractus, 11 œufs. Pas d'œufs dans le nid. Pas d'ovocytes dans la chambre de fécondation. Les 11 œufs constitueraient donc une ponte.

2005. — Le 8 juin, Escargot capturé sur son nid et sacrifié. Pas d'œufs dans le tractus génital, ni dans le nid. Pas d'ovocytes dans la chambre de fécondation. Cas typique d'un animal prélevé trop tôt.

2035. — Le 4 juillet, Escargot capturé sur son nid et sacrifié. 3 œufs dans le tractus. Pas d'œufs dans le nid. La chambre de fécondation contient 16 ovocytes, tous au stade de métaphase de première division de maturation. 14 sont fécondés par un spermatozoïde qui a pénétré en entier. Ces 14 ovocytes présentent de nombreux cônes protoplasmiques. *2 ovocytes ne sont pas fécondés et ne présentent pas de cônes.*

2047. — Le 4 juillet, Escargot capturé sur son nid et sacrifié. 3 œufs dans le tractus génital. Pas d'œufs dans le nid. 44 ovocytes dans la chambre de fécondation, au stade prophasique (dissolution de la vésicule germinative) ou au stade métaphasique de première division de maturation. 38 ovocytes sont fécondés par un spermatozoïde qui a pénétré en entier. *6 ovocytes ne sont pas fécondés et ne présentent pas de cônes.*

2048. — Le 4 juillet, Escargot sacrifié dans les mêmes conditions que le 2047. 3 ovocytes seulement dans la chambre de fécondation, en métaphase de première division de maturation, avec cônes et fécondés par un spermatozoïde entier.

2054. — Le 7 juillet, Escargot pris sur son nid, après la ponte du premier œuf. 7 œufs dans la seconde partie du tractus génital. 116 ovocytes dans la chambre de fécondation, en métaphase de la première division de maturation. Tous sont fécondés par un spermatozoïde qui a pénétré en entier et tous présentent des cônes protoplasmiques.

3006. — Le 20 mai, Escargot (capturé au Salève le 6 mai) pris sur son nid et sacrifié. Pas d'œufs dans la partie inférieure du tractus, ni dans le nid. 142 ovocytes [1] dans la chambre de fécondation, au stade de prophase précoce ou tardive (vésicule germinative en dissolution). 62 ovocytes pénétrés par un spermatozoïde entier et présentant des cônes protoplasmiques. *3 ovocytes fécondés ne présentent pas de cônes distincts.* La fécondation vient d'avoir lieu à en juger par la tête des spermatozoïdes, qui est toujours conique, alors qu'elle est déjà arrondie ou en forme de coupe chez les individus 2035, 2047, 2048 et 2054.

77 ovocytes ne sont pas fécondés et ne présentent pas de cônes protoplasmiques. Ils représentent plus de la moitié du nombre total. Ce fait indique bien que la fécondation est en cours dans la chambre de fécondation.

Morphologie des cônes protoplasmiques.

Les cônes protoplasmiques sont au nombre de 30 à 50, assez régulièrement répartis et sensiblement de même taille. Leur longueur oscille autour de 30-40 microns; leur largeur à la base, de 17-20 microns. L'ovocyte ayant un diamètre moyen de 100 microns, on peut se rendre compte d'emblée de la grandeur extraordinaire de ces formations par rapport à la cellule qui leur a donné naissance.

Leur forme est conique avec un sommet émoussé ou même aplati. Dans bien des cas, deux cônes s'étant formés très près l'un de l'autre, leurs bases se sont fondues et l'apparence est celle d'un double cône à une seule base (fig. 7). Parfois, c'est la partie terminale du cône qui est fourchue par dédoublement de la pointe (fig. 5).

En examinant attentivement un cône, on s'aperçoit qu'il semble

---

[1] Le problème de savoir si ces 142 ovocytes constitueront une seule ponte, ou si la ponte sera au contraire fractionnée en 5-6 pontes de 15-20 œufs, n'est pas résolu. Dans la seconde hypothèse, il faudrait admettre qu'un certain nombre d'œufs resteront bloqués à un certain stade dans la chambre de fécondation, sans évoluer, et ceci pendant près d'un mois. Certaines observations faites sur des *Helix* dérangés juste au moment où la ponte allait être déclenchée, permettent d'accepter ce point de vue.

formé en majeure partie par un protoplasme hyalin, en surface, un protoplasme légèrement granuleux à l'intérieur, ces deux zones étant certainement d'origine ectoplasmique. A la base même du cône, le protoplasme vacuolisé qui remplit la masse presque entière de l'ovocyte, se déprime légèrement, mais la distinction entre ectoplasme et endoplasme est toujours bien marquée (voir planche).

Dans les préparations bien différenciées, à l'hématoxyline, on observe un filament très fin, formé dans l'axe du cône, partant de la zone endoplasmique et se prolongeant jusque vers l'extrémité du cône. Parallèlement, le protoplasme de la partie profonde du cône semble comme orienté suivant des lignes de force axées sur le filament en question, qu'elles rejoignent près du sommet (fig. 2, 3, 5, 7 et 8). Quelques petites taches noires résistent aussi souvent à une différenciation poussée à la pointe du cône, sans que l'on puisse leur attribuer une forme bien définie (fig. 5).

En un mot, le cône, avec son filament axial, ses deux zones ectoplasmiques, sa morphologie bien particulière, forme un organe qui, logiquement, semble devoir exercer une fonction déterminée dans la physiologie de l'ovocyte.

Apparition des cônes protoplasmiques.

Examinons les ovocytes massés dans une chambre de fécondation d'un *Eulota fruticum* en portant notre attention sur leur zone superficielle. Certains présentent un ectoplasme bien défini, mince couche transparente régulièrement répartie à la surface de la cellule, mais point trace de cône.

D'autres, au contraire, sont pourvus de cônes, mais l'on ne peut discerner, entre ces formations, la zone ectoplasmique visible sur les ovocytes sans cônes.

Enfin, dans certains cas, quelques ovocytes montrent en plusieurs points de leur surface, des formations arrondies, sortes de boutons transparents, donnant nettement l'impression que l'ectoplasme s'est amoncelé ici, en s'étirant ailleurs à l'extrême. Dans une certaine mesure, l'endoplasme suit le mouvement et pénètre temporairement dans la base de ces formations. C'est le stade d'apparition des futurs cônes protoplasmiques. A en juger par la rareté relative de ces stades initiaux, ces sortes de boutons s'allongent rapidement, deviennent coniques, et prennent la forme typique des expansions cytoplasmiques déjà décrites (fig. 1 et 6).

A quel moment de la vie de l'ovocyte les cônes apparaissent-ils ?

Les ovocytes dans la chambre de fécondation sont toujours soit aux stades prophasiques précoce ou tardif (vésicule germinative et dissolution de la membrane nucléaire) soit au stade métaphasique de la première division de maturation. La pénétration du spermatozoïde peut se faire à un quelconque de ces stades. Ainsi l'on trouve fréquemment des ovocytes en métaphase non fécondés encore, à côté d'ovocytes en prophase déjà pénétrés par un spermatozoïde.

Jamais je n'ai observé de cônes au niveau d'ovocytes non fécondés, mais par contre les cônes apparaissent aussi bien à la prophase précoce qu'à la métaphase *pourvu que la fécondation ait eu lieu*. C'est là le point essentiel, et le fait de trouver chez l'escargot 3006 trois ovocytes fécondés *ne présentant pas de cônes*, est significatif. D'après la forme des spermatozoïdes, dont la tête n'a subi encore aucun changement, il est clair que la fécondation vient d'avoir lieu et que la réaction de l'ovocyte n'a pu encore se manifester.

Malheureusement, il ne m'a pas été possible d'observer la pénétration d'un spermatozoïde dans l'ovocyte, bien que certaines figures de l'escargot 3006 soient bien près d'être des figures de pénétration. Le phénomène doit se passer très rapidement et l'élément mâle, à en juger par son flagelle, qui pénètre en formant le plus souvent une large boucle, fait très probablement un circuit dans le protoplasme de l'œuf avant de s'immobiliser et d'évoluer vers la forme pronucléus.

Différences entre les observations d'Ikeda et les miennes.

La tête du spermatozoïde ne pénètre pas *seule* dans l'ovocyte. Au contraire, le flagelle est visible dans l'œuf jusqu'au moment de sa désintégration, c'est-à-dire lorsque la tête du spermatozoïde, de conique qu'elle était, est devenue vésiculeuse (fig. 1 et 6; 2, 3 et 5).

Le spermatozoïde ne pénètre pas *par un cône protoplasmique*, car ceux-ci se forment *postérieurement* à la pénétration et sont bien plutôt le résultat ou l'effet de la fécondation.

Il ne peut donc être question de capture du spermatozoïde par le cône.

La tête du spermatozoïde évolue à l'intérieur de l'œuf en prenant une forme globuleuse ou en coupe. Je n'ai jamais observé de tête de spermatozoïde (conique ou vésiculeuse) dans un cône.

L'apparition des cônes de protoplasme ne dépend pas d'un stade précis dans l'évolution des ovocytes, comme le pense IKEDA, et leur apparition n'est pas nécessairement synchrone. Chez les escargots 2035 et 2047, par exemple, un certain nombre d'ovocytes en métaphase ne présentent pas de cônes. Chez l'individu 3006, 77 ovocytes ne présentent pas de cônes, tout en étant mêlés à d'autres ovocytes aux mêmes stades (vésicule germinative et dissolution de la membrane nucléaire) présentant des cônes.

La pénétration du spermatozoïde ne se fait pas non plus nécessairement pendant la métaphase de première division, et surtout pas après la formation des cônes. Les Escargots 2047 et 3006 présentent des ovocytes en prophases précoces ou tardives qui sont déjà fécondés.

Discussion et conclusion.

Il est clair qu'IKEDA, tout en relevant que les expansions cytoplasmiques de l'*Eulota similaris stimpsoni* sont bien différentes des cônes de fécondation des autres animaux, admet que ce sont là des formations propres à attirer et à capter les spermatozoïdes.

Et cependant, depuis les travaux très précis de JUST et LILLIE, les cônes dits « d'attraction » de FOL, et plus récemment de CHAMBERS, observés sur les ovocytes d'*Astérias*, ne peuvent plus être considérés que comme des formations aberrantes, si même elles existent réellement. Dans la règle et dans les conditions naturelles, les ovocytes d'*Astérias* forment un cône de fécondation après que le spermatozoïde se soit fixé à la membrane vitelline. Il n'y a pas capture de l'élément mâle par l'ovocyte, mais bien plutôt réaction de la zone corticale de l'ovocyte au contact du spermatozoïde.

Il ne m'est pas permis de négliger les observations qu'a pu faire IKEDA sur l'*Eulota similaris*, et cependant, je me demande si cet auteur n'a pas été dupe d'une idée à priori concernant ces expansions à vrai dire extraordinaires — et dont on ne trouve l'équivalent nulle part hors des Hélicidés — en les homologuant

d'emblée à des cônes de fécondation. Bien plus, en voulant y voir des sortes de pièges à spermatozoïdes du type « cônes d'attraction ».

Pour l'instant, mettons prudemment les disharmonies manifestes, qui existent entre les observations d'Ikeda et les miennes, sur le compte d'une différence de matériel de l'ordre de l'espèce.

A mon avis, voici comment il faut interpréter la formation des expansions protoplasmiques de l'œuf d'*Eulota fruticum.* Rappelons brièvement tout d'abord quelques données classiques ayant trait à la zone externe du protoplasme de l'ovocyte, l'ectoplasme ou zone corticale, d'où proviennent les formations en cause.

L'ectoplasme joue un rôle très important dans l'activité cellulaire. Chez les amibes, les cellules des tissus, comme chez les ovocytes, la surface de la cellule est le siège de changements primordiaux dans les processus vitaux. La zone corticale de l'ovocyte en particulier, est une entité structurale où se passent des changements continuels bien définis et facilement discernables. Les réactions cellulaires sont en grande partie des phénomènes corticaux.

Lors de l'attachement du spermatozoïde à la surface de l'ovocyte, fait initial du phénomène de la fécondation, l'ectoplasme change et réagit sur l'ensemble du protoplasme. En un mot, la réaction de l'ovocyte à la fécondation est essentiellement un phénomène ectoplasmique.

La formation des cônes de protoplasme chez l'*Eulota fruticum* est, me semble-t-il, un phénomène de cet ordre. L'ovocyte, chez ces escargots, réagit d'une façon très spéciale, l'ectoplasme s'étirant en certains points de la surface de l'œuf, se rassemblant au contraire en d'autres points en formant les expansions d'abord arrondies, bientôt coniques. Celles-ci sont donc déterminées par la pénétration du spermatozoïde et sont en quelque sorte l'indice de la réaction corticale de l'ovocyte, qui se marque dans la généralité des cas par la simple formation d'une membrane de fécondation.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

1923. Chambers, R. *The Mechanism of the Entrance of Sperm into the Starfish Egg.* Journ. Gen. Physiol., vol. 5.

1930. Ikeda, K. *The Fertilization Cones of the Land Snail, Eulota (Eulotella) similaris stimpsoni* Pfeiffer. Japanese Journal of Zoology. Transactions and Abstracts, vol. III, N° 3.

1929. Just, E. E. *The Production of Filaments by Echinoderm Ova as a Response to Insemination, with Special Reference to the Phenomenon as exhibited by Ova of Genus Asterias.* Biol. Bull., vol. 57.

1924. Lillie, F. R. et Just, E. E. *Fertilization*, in *General Cytology.* University of Chicago Press.

1907. Meisenheimer, J. *Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorgangs und der Eiablage von Helix pomatia.* Zool. Jahrb. Syst., Bd. 25.

1879. Perez, J. *Recherches sur les phénomènes qui précèdent la segmentation de l'œuf chez l'Helice (H. aspersa).* J. Anat. Physiol. Paris, XV.

1937. Perrot, J.-L. *La Chambre de Fécondation de l'Helix pomatia et la présence de Spermatozoïdes à son niveau.* Comptes rendus Acad. Sc., t. 204.

1937. —— *Observations cytologiques sur des Œufs d'Helix pomatia au niveau de l'Ovispermiducte et du Vagin.* Zeitschrift für Zellf. mikr. Anat., Band 27, Heft 3.

1937. —— *Sur la descente des Ovocytes chez l'Helix pomatia.* Compte rendu Soc. Physique et Hist. nat. Genève, vol. 54, N° 3.

1938. —— *La Confection du Nid et la Ponte chez l'Helix pomatia.* Rev. suisse Zool., tome 45, N° 4.

1938. —— *L'Autofécondation est-elle possible chez l'Eulota fruticum Muller ?* Compte rendu Soc. Phys. et Hist. nat. Genève, vol. 55, N° 3.

1940. —— *La Fécondation chez Limax maximus L.* Rev. suisse Zool., tome 47, N° 19.

EXPLICATION DE LA PLANCHE 1.

Les dessins ont été effectués à la chambre claire avec une combinaison optique donnant un grossissement de 1200. Après réduction aux $^2/_5$, le grossissement est ramené à 480.

Fig. 1. — Ovocyte au stade « vésicule germinative » fécondé. Tête de spermatozoïde conique et fragments du flagelle. Cônes en formation.

Fig. 2. — Ovocyte au stade métaphasique de première division de maturation, vu de profil, fécondé. Tête de spermatozoïde arrondie, fragment de flagelle, cônes avec filament axial et orientation particulière du protoplasme.

Fig. 3. — Ovocyte au stade métaphasique de première division de maturation, vu en plan, fécondé. Idem.

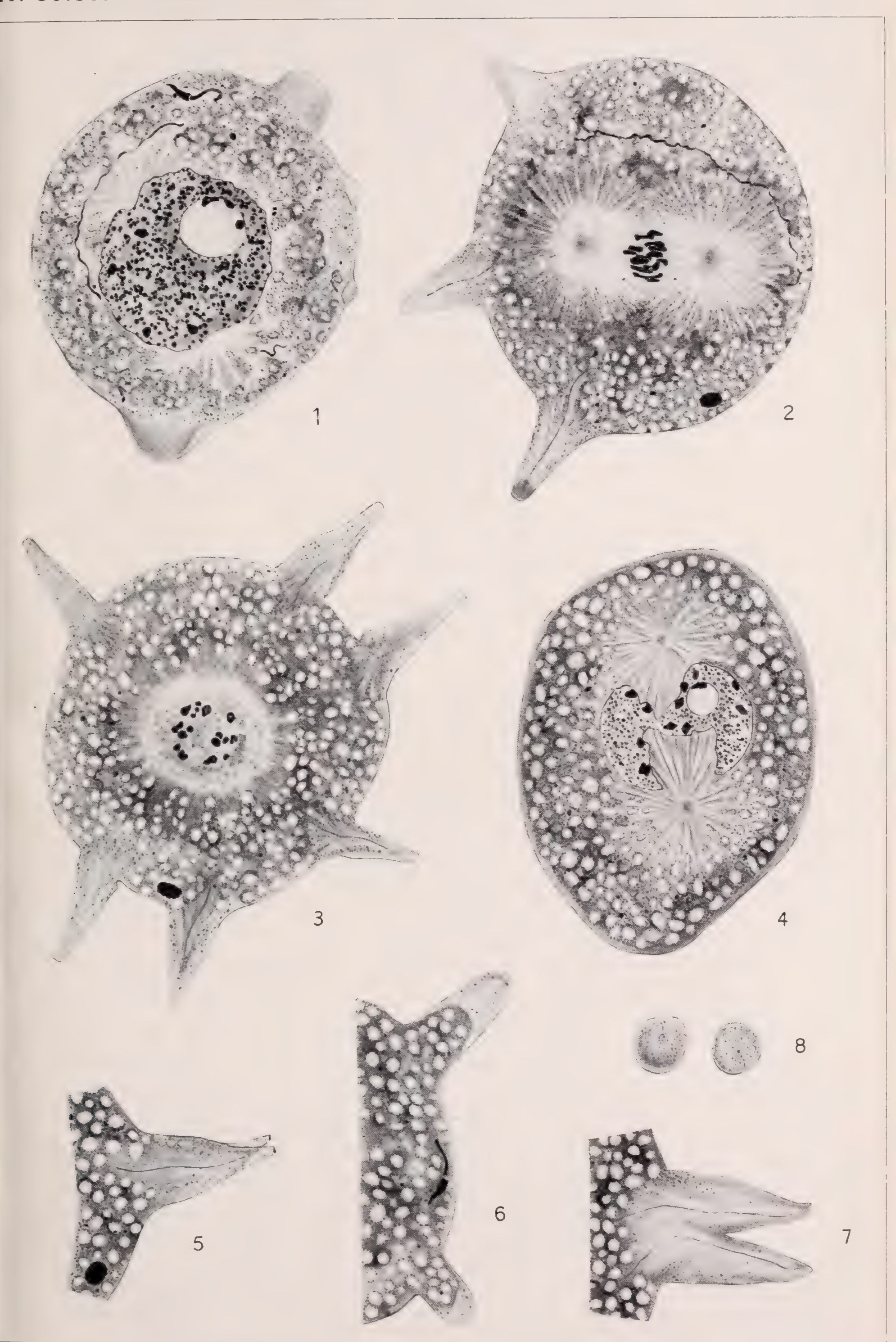
Fig. 4. — Ovocyte au stade prophasique de première division de maturation, non fécondé. L'ectoplasme est régulièrement réparti, sur tout le pourtour de l'ovocyte.

Fig. 5. — Cône bifurqué, dont les sommets présentent une petite tache noire. Tête de spermatozoïde globuleuse.

Fig. 6. — Stade de formation des cônes. Allongement des boutons de la figure 1. Tête de spermatozoïde conique avec fragment de flagelle.

Fig. 7. — Coalescence de deux cônes. Filaments axiaux et orientation du protoplasme.

Fig. 8. — Filaments axiaux au centre de deux cônes coupés transversalement.



J.-L. PERROT. — OVOCYTE D'EULOTA FRUTICUM

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 13
Tome 52. n° 2 — Février 1945

Institut de Zoologie — Université de Neuchâtel
Directeur: le professeur Jean G. Baer

Morphologie, évolution et position systématique de *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782) Cestode parasite de Rongeurs

par

Ch. JOYEUX et Jean G. BAER

Avec 29 figures.

« In helminthology one must always be prepared for surprises. »

Cobbold.

Introduction

Les Souris blanches de laboratoire hébergent communément quatre espèces de Cestodes adultes. Trois de celles-ci rentrent dans le genre *Hymenolepis*, ce sont: *H. fraterna* Stiles, 1906; *H. diminuta* (Rud., 1819); *H. microstoma* (Dujardin, 1845); leur développement a été suivi expérimentalement et leurs larves cysticercoïdes trouvées spontanément dans la nature. La quatrième espèce, *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782), s'observe assez fréquemment dans certains élevages de Souris; son cycle évolutif n'est pas encore connu quoiqu'un cysticercoïde indéterminé, signalé par Galli-Valerio chez la Puce de Souris *Leptopsylla musculi* Dugès y ait été rapportée (voir Joyeux et Baer, 1936, p. 492).

Nous avons tenté à plusieurs reprises d'infester expérimentalement avec des œufs mûrs, divers petits Coléoptères tels *Gnathocerus cornutus* Fabr., *Tenebrio molitor* L., *T. obscurus* Fabr. (adultes et

larves), *Sitodrepa panicea* L., *Geotrupes sylvaticus* Panz., ainsi que les larves de la Puce de Rat *Ceratophyllus fasciatus* (Bosc), mais sans jamais observer le moindre développement post-embryonnaire.

Historique

Catenotaenia pusilla a été découvert par Goeze (1782), en Allemagne, chez la Souris commune ainsi que chez le Rat noir. Dujardin (1845) signale ce parasite chez le Mulot à Rennes, Leidy (1855) le retrouve chez le Surmulot aux Etats-Unis, et Stieda (1862) chez le Campagnol *Microtus arvalis* en Allemagne. Podiapolsky (1924) signale l'espèce chez les Rats à Moscou et Baylis (1927) l'observe chez le Campagnol roussâtre *Evotomys glareolus* en Angleterre, enfin Yamaguti (1935) la retrouve au Japon chez la Souris blanche de laboratoire. Ce Ténia est par conséquent répandu chez les Rongeurs de tout l'hémisphère nord; il semblerait qu'il se rencontre de façon plus régulière chez les Souris que chez les Rats. Son apparition dans les élevages de Souris blanches de laboratoire est très sporadique, certaines cages restant totalement indemnes et d'autres, au contraire, fortement contaminées.

Morphologie

C'est à Janicki (1906) que nous sommes redevables de la première description anatomique détaillée de ce Cestode. Cet auteur a relevé un certain nombre de particularités dans la disposition des organes génitaux qui semblent avoir été ignorées par tous les auteurs subséquents, mais qui prennent maintenant une importance nouvelle dans la discussion relative à la position systématique de ce Ver.

La longueur totale des Vers adultes est très variable et dépend avant tout de l'intensité de l'infestation. Lorsque les Cestodes sont très nombreux dans un même intestin, leur taille est plus petite que s'il s'y trouve un seul Ver. Dans ces conditions, la longueur varie de 30 à 160 mm. Les segments sont toujours plus larges que longs quand le Ver est contracté; par contre, en bonne extension, les segments sont plus longs que larges. Il s'ensuit que la largeur varie de 750 μ à 1,65 mm. et la forme des anneaux est modifiée dans le même sens. Les anneaux adultes sont le plus souvent carrés, parfois plus longs que larges; les anneaux gravides par contre sont presque toujours plus longs que larges. Les derniers segments du

strobila, généralement vidés de leurs œufs, se retrouvent dans les selles des Souris où ils se déplacent lentement grâce à des contractions musculaires.

Les dimensions et la forme surtout du scolex varient suivant que le Ver a été fixé en place dans l'intestin, dans de la solution physiologique ou entre lame et lamelle. Nous avons mesuré une trentaine de scolex et trouvons que le diamètre varie de 230 à 300 μ sur du matériel fixé vivant. Les quatre ventouses, presque toujours arrondies, mesurent 72 à 115 μ de diamètre; les mesures les plus

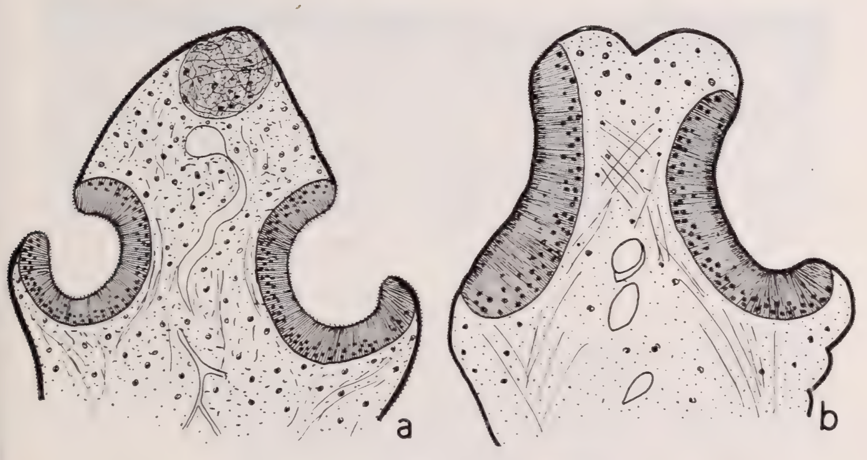


Fig. 1. — *Catenotaenia pusilla.*

Coupes de deux scolex: *a*) d'un individu jeune montrant les restes d'un organe apical: *b*) d'un individu adulte chez lequel toute trace de l'organe apical a disparu.

fréquentes étant de 90 à 108 μ. La forme du scolex est toujours globuleuse lorsqu'il est fixé après séjour dans de la solution physiologique ou entre lame et lamelle, les ventouses apparaissant alors à fleur de la surface. Par contre, fixé en place dans l'intestin, le scolex est de forme pyramidale, les quatre ventouses saillantes, séparées les unes des autres par un profond sillon et la région apicale allongée en forme de cône. Janicki (1906) affirme n'avoir jamais trouvé trace d'un rostre ni sur les préparations totales ni sur les coupes. Cependant, il existe un organe apical, très visible chez les exemplaires jeunes, et qui se présente sous la forme d'une ventouse bien développée. Wagener (1845, p. 31, pl. ii, fig. 22) a observé chez une Souris de jeunes Cestodes dont le scolex était muni d'une

ventouse apicale. Cet auteur pensait avoir affaire à des formes jeunes de *Hymenolepis microstoma* chez lesquelles les crochets du rostre n'étaient pas encore formés. Or nous savons aujourd'hui que chez *H. microstoma*, les crochets du rostre apparaissent déjà chez la larve cysticercoïde (JOYEUX et KOBOZIEFF, 1928) et que par conséquent, le jeune Ver observé et figuré par WAGENER se rapporte vraisemblablement à *Catenotaenia pusilla* qui se rencontre souvent en compagnie de *H. microstoma.*

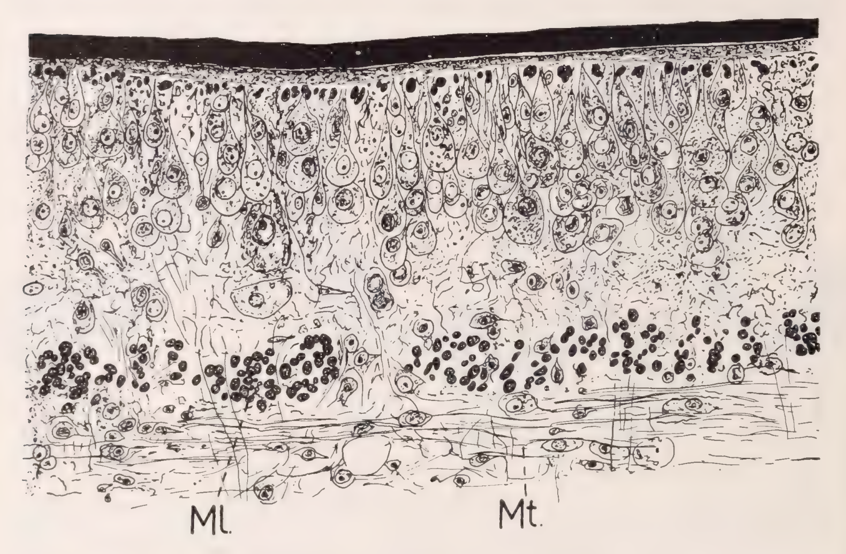


FIG. 2. — *Catenotaenia pusilla.*
Portion d'une coupe transversale montrant la disposition de la musculature et des cellules sous-cuticulaires. Ml. = muscles longitudinaux; Mt. = muscles transverses.

Ainsi que nous le verrons dans la suite, cette ventouse apicale chez *C. pusilla* est une structure larvaire, fonctionnelle même, chez la larve, et se résorbant peu à peu chez les Vers adultes. Chez les jeunes Cestodes dont les premiers anneaux renferment déjà des ébauches d'organes sexuels, cette ventouse mesure 25 à 54 μ de diamètre. Résorbée dans la suite, elle disparaît sans laisser de traces (fig. 1). Examinée sur le vivant ou sur du matériel convenablement fixé, la surface du scolex se révèle couverte de minuscules épines qui tapissent également la lumière des ventouses. Comme ces épines sont très caduques, leur présence a passé jus-

qu'ici inaperçue. La musculature du strobila est très bien développée; les fibres longitudinales sous-cuticulaires sont volumineuses (fig. 2). La musculature longitudinale du parenchyme est composée de grosses fibres mais sans que celles-ci soient groupées en faisceaux distincts comme les représente Janicki (1906, pl. xxiv, fig. 65).

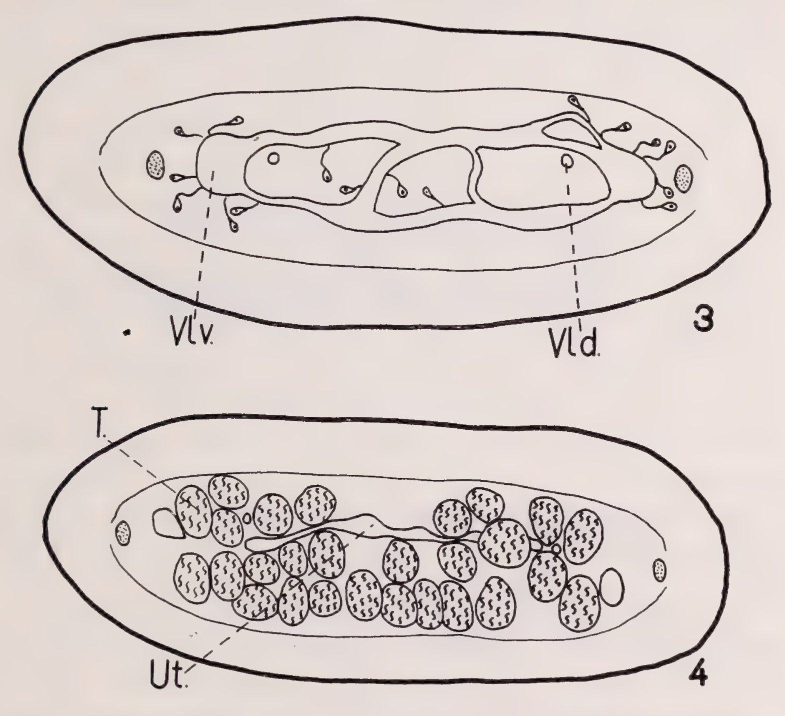


Fig. 3 et 4. — *Catenotaenia pusilla.*

3. Coupe transversale passant par la jonction de deux segments et montrant les deux vaisseaux excréteurs transverses ainsi que les anastomoses dorso-ventrales. Vld. = vaisseau longitudinal dorsal; Vlv. = vaisseau longitudinal ventral.

4. Coupe transversale passant en arrière des glandes sexuelles femelles. T. = testicules; Ut. = utérus.

Les musculatures transversale et dorso-ventrale sont constituées dans les segments adultes, par de fines fibres. Celles-ci grossissent, les dorso-ventrales surtout, dans les segments gravides où elles apparaissent, sur les coupes, aussi volumineuses que les fibres longitudinales. La couche cellulaire sous-cuticulaire apparaît de façon très nette dans le matériel convenablement fixé; elle est toujours

formée de cellules allongées, piriformes. Le parenchyme renferme des corpuscules calcaires qui sans être abondants, se rencontrent régulièrement.

Le système excréteur est formé par quatre vaisseaux longitudinaux, deux dorsaux et deux ventraux. Dans le scolex, ces quatre vaisseaux sont bien visibles; ils y sont réunis entre eux par des anastomoses nombreuses. Par contre, dans les segments adultes, les vaisseaux dorsaux sont moins apparents, il est même parfois très difficile de les trouver tant leur lumière est étroite. Ils existent cependant de façon constante ce qui confirme les observations de Baylis (1927, p. 434) et infirme celles de Janicki (1906, p. 576) qui dit n'avoir pas observé de vaisseaux excréteurs dorsaux. Sur les coupes transversales, ces vaisseaux sont situés du côté médian des vaisseaux ventraux (fig. 3); ils ne présentent jamais d'anastomoses transversales. Les vaisseaux ventraux sont réunis au niveau de la jonction de deux segments, par deux vaisseaux transverses, eux-mêmes réunis par des anastomoses dorso-ventrales. On observe fréquemment des protonéphridies dans cette région. On constate souvent dans les segments adultes, que les deux vaisseaux longitudinaux ventraux ne sont pas situés dans un même plan horizontal (fig. 4); il est par conséquent très difficile sinon impossible, de déterminer de façon certaine les faces dorsale et ventrale du segment.

Le pore sexuel vient déboucher dans le premier tiers du bord latéral du segment; sa position varie peu, même dans les segments gravides. Les orifices sexuels alternent irrégulièrement. La poche du cirre mesurée dans les segments adultes et gravides fixés vivants, a 144 à 180 μ de long sur 90 à 72 μ de diamètre. Lorsque les Vers meurent en extension dans l'eau, la longueur de la poche du cirre peut atteindre 250 μ et le diamètre 90 μ. Le cirre est inerme à paroi épaisse se colorant fortement avec les colorants nucléaires habituels. Le canal déférent décrit quelques circonvolutions à l'intérieur de la poche du cirre où elles sont parfois fortement dilatées mais sans jamais former une véritable vésicule séminale interne. A l'extérieur de la poche du cirre, le canal déférent est enroulé sur lui-même, entouré par une couche de cellules dites prostatiques, à grand noyau avec cytoplasme clair. Parvenu dans la partie médiane de l'anneau, le canal déférent s'y ramifie en autant de canaux efferents qu'il y a de testicules. Ces derniers, au nombre de 70 à 100 se

trouvent dans la moitié postérieure de l'anneau, en arrière des glandes femelles. Lorsque le segment est contracté, les testicules y occupent deux et parfois trois couches dorso-ventrales, remplissant complètement le parenchyme médullaire (fig. 4); dans certains cas même, les testicules peuvent dépasser latéralement les vaisseaux excréteurs ventraux; leur diamètre est de 86 à 88 μ.

Le vagin débouche dans l'atrium génital en arrière et à la face ventrale de la poche du cirre. Son parcours est rectiligne, sa paroi

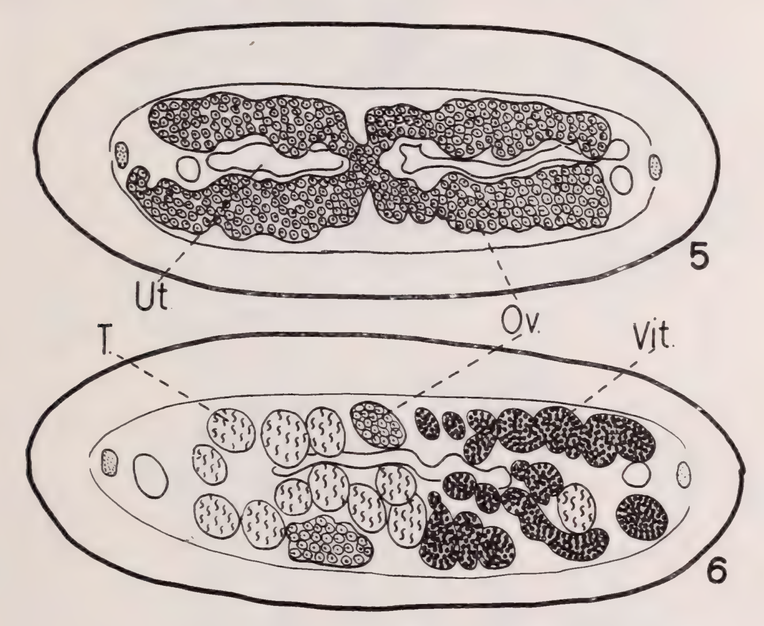


Fig. 5 et 6. — *Catenotaenia pusilla.*

5. Coupe transversale passant par l'ovaire (Ov.).
6. Coupe transversale passant au niveau de la glande vitellogène (Vit.) (les autres abréviations comme précédemment).

épaisse et sa lumière tapissée de courtes soies rigides. Sur tout son parcours, le vagin est entouré d'un manchon de cellules glandulaires se colorant très fortement et par conséquent facilement visibles sur les préparations totales. La portion proximale du vagin se dilate brusquement pour former un réceptacle séminal sphérique. Les conduits sexuels, vagin et canal déférent, passent le plus souvent à la face dorsale du vaisseau excréteur ventral, poral, quoique nous ayons observé quelquefois la disposition contraire lorsque le vais-

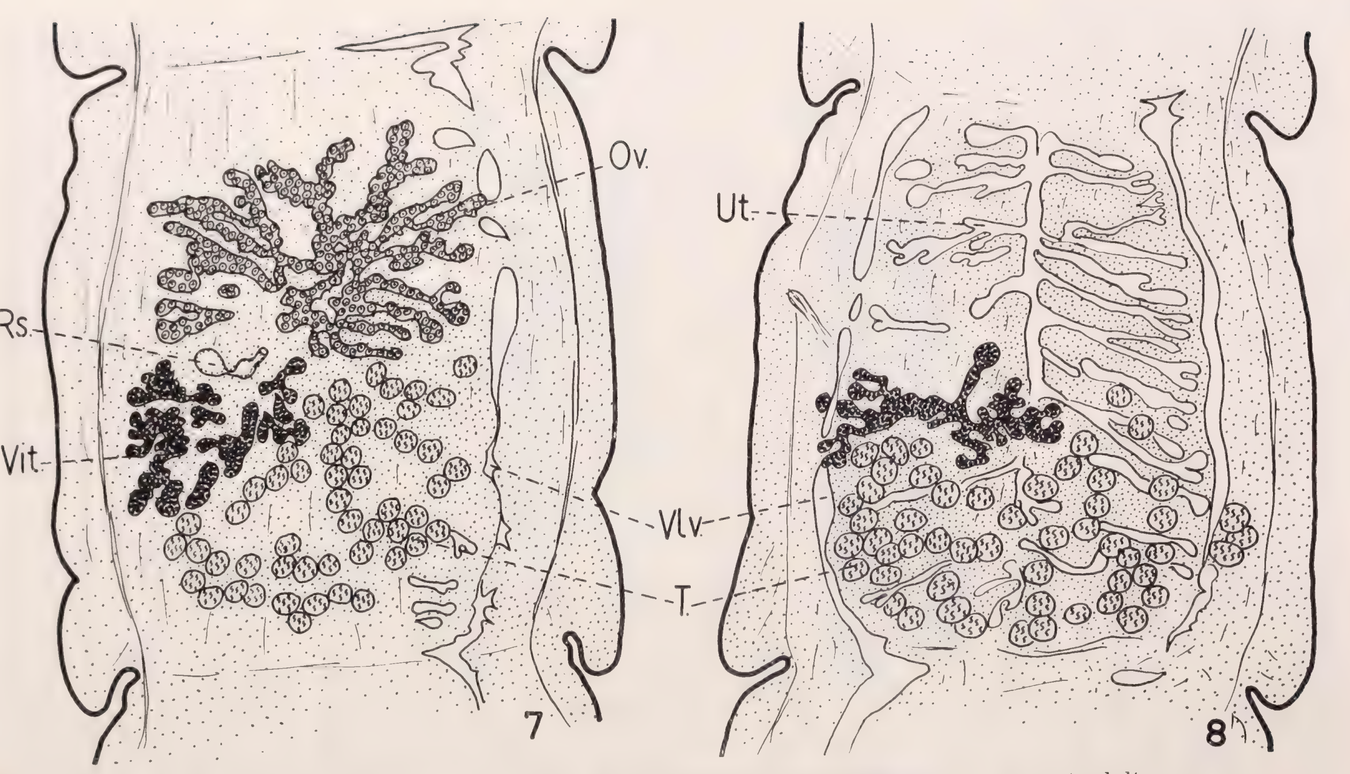


FIG. 7 et 8. — *Catenotaenia pusilla.* Coupes horizontales passant par un segment adulte.
7. La coupe passe par le plan ovarien. Rs. = réceptacle séminal.
8. La coupe passe par le plan utérin. (Les autres abréviations comme précédemment.)

seau ventral est déplacé de sa position normale ainsi que nous le signalions plus haut. Les glandes sexuelles femelles présentent une disposition très caractéristique déjà signalée par Janicki (1906, p. 578). Ovaire et glande vitellogène sont formés chacun de deux portions, l'une dorsale et l'autre ventrale, réunies par une seule ou plusieurs anastomoses médianes. Vu en coupe transversale (fig. 5)

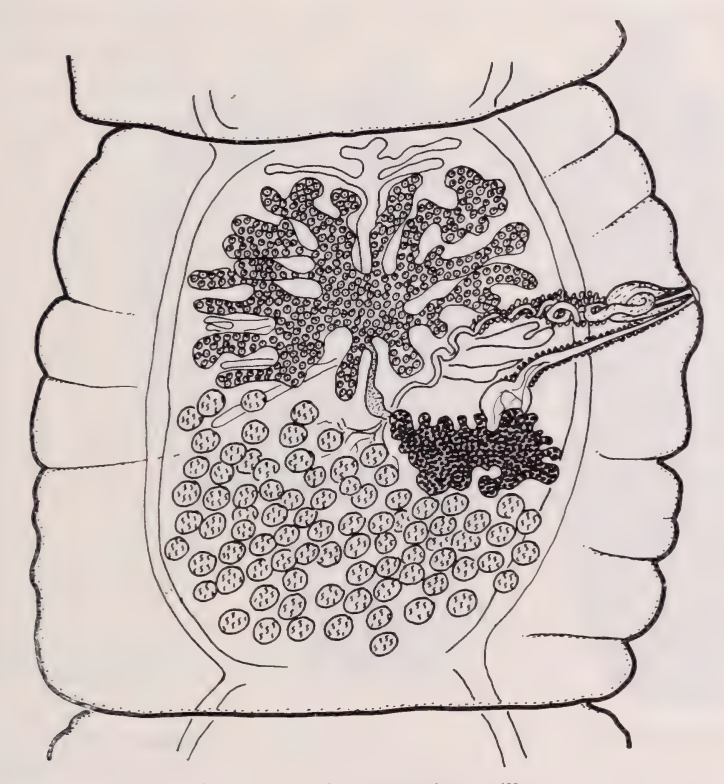


Fig. 9. — *Catenotaenia pusilla.*
Préparation totale d'un segment adulte montrant la topographie des organes génitaux.

l'ovaire de *Catenotaenia* présente une structure analogue à celle que l'on rencontre habituellement chez les Tetraphyllides et qui n'existe à notre connaissance chez aucune autre espèce de Cyclophyllide. L'aspect général de l'ovaire est beaucoup moins compact que ne le dessine Janicki (1906, pl. xxiv, fig. 67). Cette glande est profondément ramifiée (fig. 7 et 9); il est difficile de lui reconnaître nette-

ment une portion porale et une portion anti-porale. Par rapport aux autres glandes sexuelles, l'ovaire se trouve dans la moitié antérieure du segment, s'étendant en arrière jusqu'au niveau du réceptacle séminal. La glande vitellogène est avant tout caractérisée par sa position porale par rapport à l'ovaire. Moins profondément lobée que ce dernier, elle présente néanmoins quelques prolongements en forme de massue qui sont plus ou moins développés suivant le degré d'activité de la glande (fig. 6 à 9).

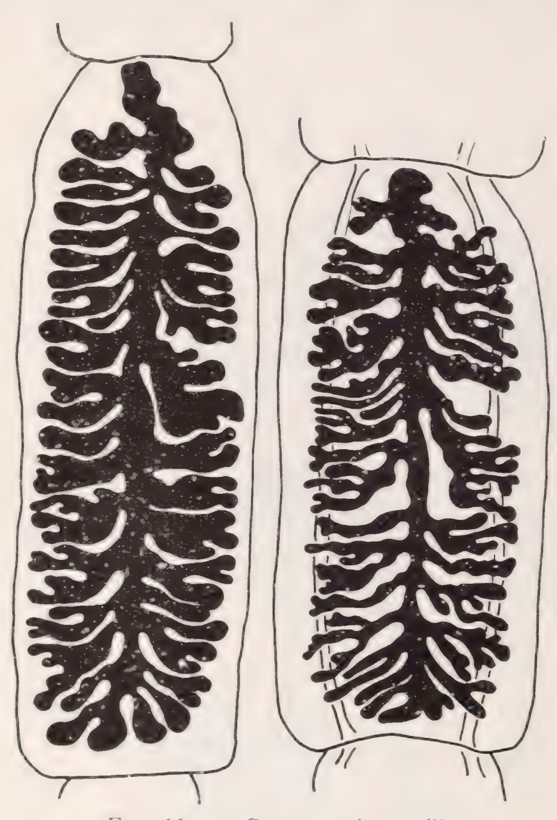


Fig. 10. — *Catenotaenia pusilla.* Préparations totales de deux segments gravides montrant les aspects différents de l'utérus.

L'utérus apparaît de très bonne heure sous sa forme définitive, c'est-à-dire, d'un axe médian avec branches latérales se ramifiant plus ou moins dichotomiquement. On ne trouve à aucun moment, l'axe médian seul comme c'est le cas dans le genre *Taenia* où les branches latérales de l'utérus n'apparaissent que sous l'effet de la poussée des œufs accumulés dans l'organe. Sur les coupes transversales (fig. 4, 5, 6) on observe que l'utérus occupe le champ médian du parenchyme médullaire et que les glandes sexuelles mâles et femelles le recouvrent à la fois sur sa face dorsale et ventrale. L'utérus qui apparaît d'abord sous forme de cordons cellulaires pleins, se creuse assez rapidement avant que les œufs ne s'y

accumulent (fig. 8); dans la suite, les branches médiane et latérales se dilatent ce qui a pour conséquence d'effacer plus ou moins complètement les ramifications latérales secondaires. Dans les segments gravides, on compte le plus souvent 9 à 13 branches latérales dont la longueur varie constamment avec le degré de contraction du segment (fig. 10 et 11). Les œufs mûrs sont ovoïdes; mesurés vivants dans de la solution physiologique, ils ont 22 μ sur 12 μ.

Fig. 11. — *Catenotaenia pusilla.*
Coupe horizontale d'un segment gravide, contracté, montrant les diverticules de l'utérus dépassant latéralement les vaisseaux excréteurs longitudinaux.

L'embryophore se forme graduellement aux dépens des trois cellules de l'enveloppe moyenne. Sa nature n'a pas été précisée mais son aspect est très différent suivant les liquides fixateurs employés (fig. 12, *e* et *f*). Dans les œufs vivants, la paroi de l'embryophore apparaît homogène et très réfringeante. L'embryon a 14 μ sur 10 μ et les six crochets ne mesurent que 3 μ de long. Les dimensions des œufs et des embryons indiquées par Yamaguti (1935, p. 242) sont beaucoup plus grandes que les nôtres que nous avons vérifiées sur plusieurs centaines de mesures. L'auteur japonais trouve que l'embryon a 25 μ sur 23 μ et que les crochets ont 12 μ de long. Comme d'autre part, tous les autres détails de la structure anatomique cor-

respondent à *C. pusilla*, nous pensons qu'il s'agit peut-être d'une erreur de mesure.

Disposant d'un matériel fixé dans de bonnes conditions et complété par des frottis, nous avons pu étudier le développement de

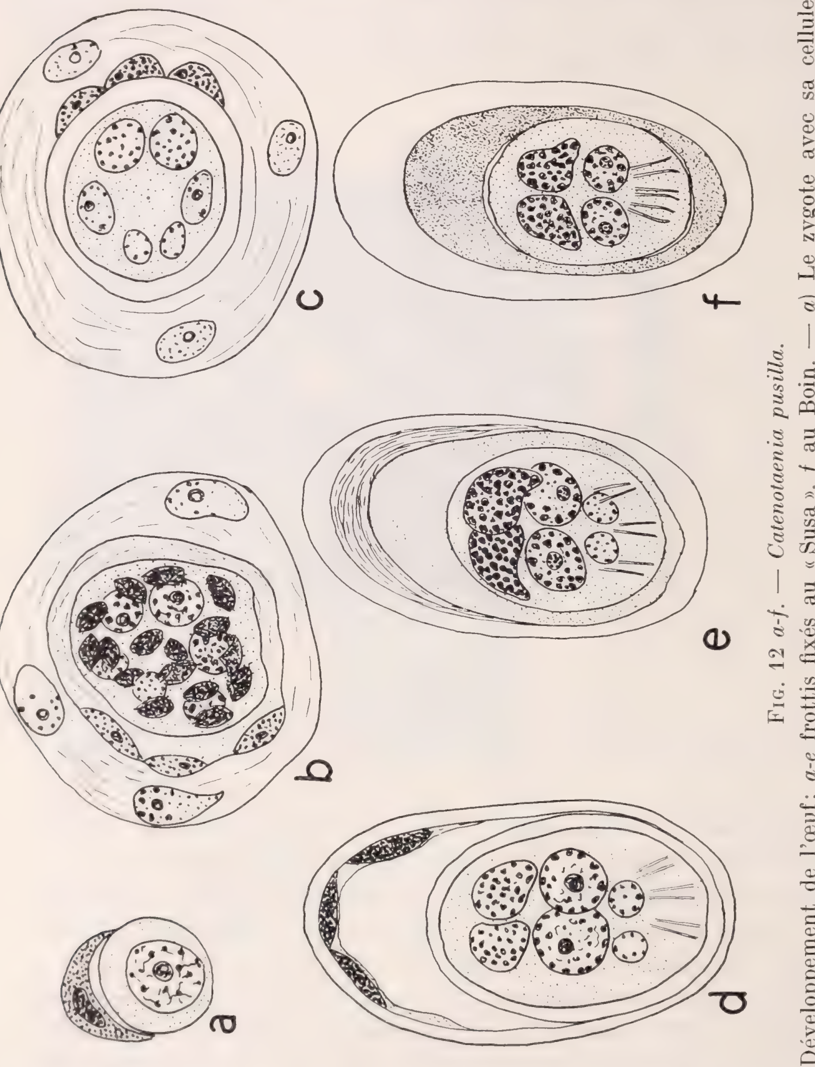


Fig. 12 *a-f*. — *Catenotaenia pusilla*.
Développement de l'œuf; *a-e* frottis fixés au « Susa », *f* au Boin. — *a*) Le zygote avec sa cellule vitelline; *b*) début de formation des enveloppes; la masse embryonnaire formée de nombreuses cellules; *c*) l'embryon ne renferme plus que six cellules; *d*) les trois cellules de l'enveloppe interne sont encore visibles; *e-f*) œufs mûrs.

l'embryon ainsi que la formation des enveloppes de l'œuf. Les images que nous avons obtenues sont particulièrement nettes; elles correspondent aux travaux classiques de Van Beneden (1881),

Saint-Remy (1901) et de Janicki (1907) (voir fig. 12). Notons cependant une particularité qui n'a jamais été signalée chez les Cestodes, ni ailleurs à notre connaissance. Au stade *b* de la figure 12, le futur embryon est composé d'une masse cellulaire dont les nombreux noyaux ne possèdent pas tous la même taille ni la même structure. A côté de trois paires de gros noyaux on observe de nombreux noyaux, plus petits et se colorant très fortement. Ceux-ci disparaissent dans la suite du développement sans qu'il soit possible de leur attribuer une fonction particulière. La régularité de la taille et de la forme de ces noyaux semble exclure la possibilité de les confondre avec des restes de deutoplasme. Comme d'autre part leur présence est décelée par la réaction de Schiff, leur nature nucléaire ne saurait être mise en doute. Nous espérons éclaircir ce problème par de nouvelles recherches.

Au début du développement des enveloppes de l'œuf, l'embryon occupe une position centrale; dans la suite, il se déplace peu à peu pour se trouver finalement à l'un des pôles de l'enveloppe moyenne. Tandis que les trois noyaux de l'enveloppe externe disparaissent rapidement, ceux de l'enveloppe moyenne persistent plus longtemps même après la formation de l'embryophore. Ni les colorations à l'hémalun-éosine, ni celles au Feulgen-vert lumière, ne permettent de mettre en évidence les limites des cellules à l'intérieur de l'embryon. Nous ne pensons cependant pas qu'il s'agisse ici d'une structure syncytiale de l'embryon car la position des six noyaux est constante de même que leurs rapports réciproques.

Cycle évolutif

Les Souris blanches de nos élevages hébergent *Hymenolepis fraterna* Stiles, 1906, *Hymenolepis micristoma* (Dujardin, 1845) et *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782). *H. fraterna* se rencontre de façon très irrégulière depuis une année environ et il est fréquent d'autopsier des Souris qui en sont indemnes. *H. microstoma* a complètement disparu de nos élevages après avoir été très fréquent. Nous avons trouvé les cysticercoïdes spontanément chez la Puce, *Leptopsylla musculi* Dugès. Il nous semble qu'il faille attribuer la disparition de ce Cestode au fait que les Souris parasitées étaient moins résistantes et que des désinfections périodiques des cages ont fait disparaître les Puces. *C. pusilla* par contre, a persisté dans plusieurs

cages, d'autres sont restées indemnes aussi, ces conditions nous ont paru particulièrement favorables pour entreprendre l'étude du cycle évolutif de ce Ténia. Vu les échecs que nous avions subi autrefois en tentant l'infestation expérimentale de petits Coléoptères et vu l'absence apparente d'Insectes dans nos cages d'élevage, nous avons pensé à la possibilité d'un cycle direct, c'est-à-dire sans le secours d'un hôte intermédiaire. Dans le but de vérifier cette hypothèse, nous avons nourri de jeunes Souris âgées de trois semaines environ, avec des anneaux mûrs de *Catenotaenia.* A l'autopsie, pratiquée quatre jours plus tard vu l'état de santé précaire dans lequel se trouvaient nos animaux en expérience, nous avons retrouvé dans l'intestin d'une des Souris un jeune exemplaire adulte du Cestode en question. Vu la taille du Ver, il était impossible de le rapporter à l'infestation expérimentale de trois jours auparavant et il fallait par conséquent admettre que les Souriceaux âgés de trois semaines étaient déjà contaminés. D'autres expériences sont venues confirmer cette supposition et nous ont fait abandonner l'hypothèse d'une infestation directe.

Afin de favoriser le développement d'une faunule éventuelle dans la litière des cages, nous avons renoncé à renouveler celle-ci pendant plusieurs semaines. Nous avons pu ainsi observer l'apparition de nombreux Acariens du groupe des Tyroglyphes, à savoir *Tyroglyphus farinae* L. et *Glyciphagus (Oudemansium) domesticus* (de Geer). Seules quelques larves de *Fannia sp.* ont fait leur apparition vers la fin de l'expérience à un moment où le degré d'humidité de la litière s'était fortement accru.

L'examen systématique des Acariens nous a permis d'observer chez *Gl. domesticus* des formes larvaires de Cestode. Par contre, aucun échantillon de *T. farinae* n'a été trouvé porteur de ces larves et nous n'avons pu, non plus, infester expérimentalement cet Acarien.

Afin de concentrer nos recherches, nous avons disséqués systématiquement les Glyciphages d'une même cage et avons constaté que sur plus de 400 individus examinés, le 13,5% hébergeait des formes larvaires de Cestode. Seuls les Glyciphages adultes et les deutonymphes étaient parasités, les autres formes larvaires étant indemnes. Nous avons pensé attribuer cette particularité au développement des pièces buccales des formes larvaires qui ne leur permettaient pas d'avaler les œufs du Cestode. Cependant, la découverte de grains d'amidon, plus gros que les œufs, dans l'intestin

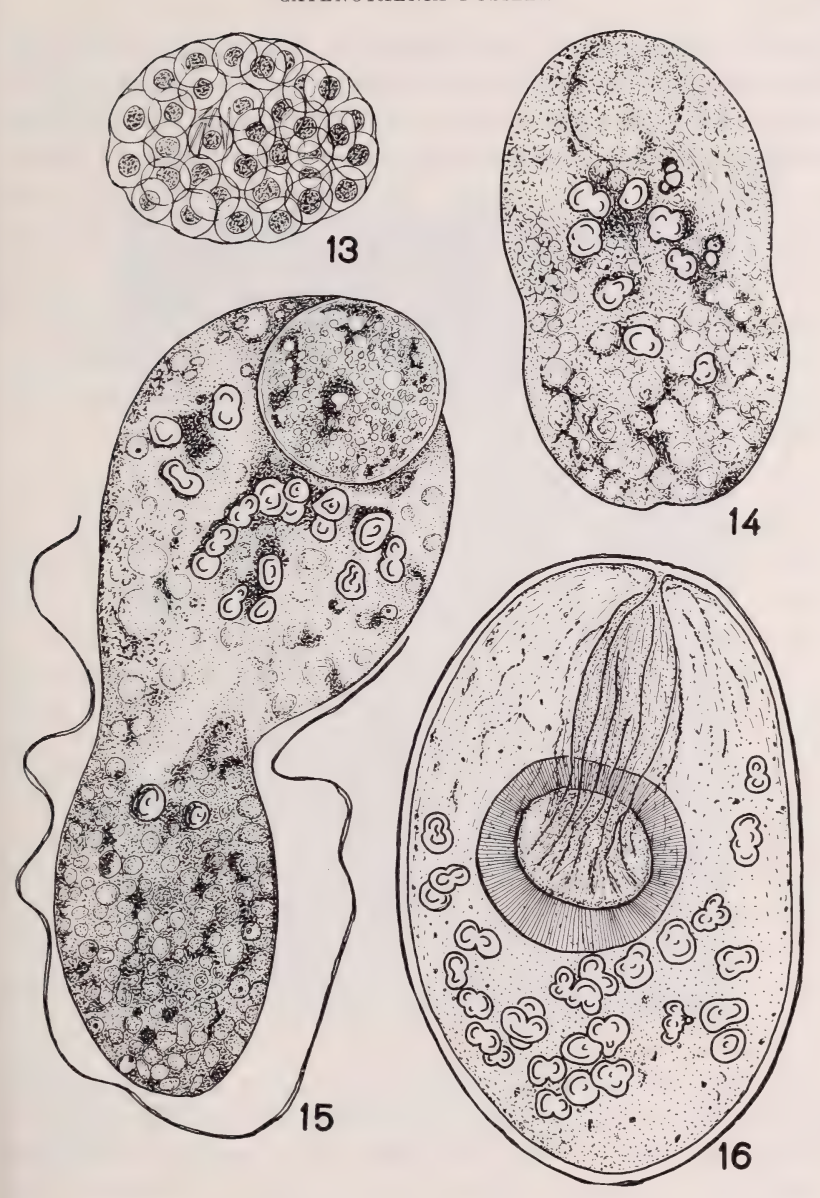


FIG. 13 à 16. — *Catenotaenia pusilla.*

13. Stades larvaires chez *Glyciphagus domesticus*; larve âgée de 8 jours (infestation expérimentale). — 14. Larve âgée de plus de 8 jours trouvée dans une infestation spontanée. — 15. Larve trouvée dans une infestation spontanée et partiellement extraite de son kyste; la ventouse apicale est déjà bien délimitée. — 16. Larve mûre à l'intérieur de son kyste montrant la ventouse apicale invaginée.

antérieur de ces larves, nous a fait rejeter cette hypothèse. L'explication ressort des recherches des époux HUGHES (1938) qui ont observé que chez *Gl. domesticus*, l'intestin moyen et terminal n'est perméable et par conséquent fonctionnel, que chez les deutonymphes et les adultes, tandis que chez les protonymphes, seul l'intestin antérieur est fonctionnel, l'intestin moyen et terminal étant représenté par une masse cellulaire compacte. Comme d'autre part, les premiers stades larvaires du Cestode se rencontrent dans le voisinage de l'intestin moyen et des cæcums, il est probable que c'est dans cette région du tube digestif de l'hôte intermédiaire que se fait le passage de l'onchosphère dans la cavité générale de l'Acarien.

Les plus jeunes stades larvaires ont été observés chez les Glyciphages infestés expérimentalement avec des anneaux mûrs de *C. pusilla*. Nous avons retrouvé une seule fois, cinq exemplaires dans la cavité générale de l'Acarien au voisinage des cæcums; ils avaient 29 μ de diamètre. Formés d'une masse de grosses cellules peu nombreuses, ces larves laissaient encore voir les crochets embryonnaires. D'après nos expériences, il s'agit de larves âgées de moins de six jours. En effet, des larves âgées de six jours au maximum mesurent 46 μ sur 35 μ; au bout de huit jours elles ont 69 μ sur 50 μ (fig. 13). Les crochets de l'embryon sont encore visibles mais disparaissent dans la suite du développement puisque des larves longues de 123 μ et larges de 70 μ (fig. 14) ne possèdent plus de crochets. L'accroissement de la larve se fait ensuite rapidement et la ventouse apicale, ébauchée à peine au stade précédant, commence à se dessiner nettement; le nombre des corpuscules calcaires s'accroît également. La larve est encore très mobile quoiqu'enfermée dans un kyste à paroi très mince. Celui-ci n'est pas formé par l'hôte intermédiaire autour de la larve car il n'est jamais accompagné d'éléments cellulaires réactionnels comme c'est en général le cas dans une réaction de défense. A ce stade (fig. 15) la larve vivante, extraite en partie de son kyste, mesure 195 μ sur 80 μ de large en arrière de la ventouse apicale; celle-ci a 41 μ de diamètre. Une paire de protonéphridies s'observe dans la partie centrale de la larve. Dès ce stade, les tissus larvaires se différencient; la moitié antérieure de la larve s'invagine dans la moitié postérieure; la ventouse apicale laisse nettement voir une structure musculaire; la cuticule se recouvre de minuscules épines; la paroi du kyste

s'épaissit et la larve devient moins mobile. A ce stade, la larve enkystée mesure 95 à 103 μ sur 80 μ; la ventouse apicale, invaginée, a 46 μ de diamètre (fig. 16 et 17). C'est la larve infectieuse qui est complètement formée dans les conditions expérimentales, au bout

Fig. 17. — *Catenotaenia pusilla.*

Larve mûre obtenue 15 jours après l'infestation expérimentale du Glyciphage. La larve se trouva dans la cavité générale de l'Acarien, à droite de l'orifice vulvaire. On aperçoit dans le bas de la photographie, à droite, la portion antérieure d'un œuf de l'hôte intermédiaire.

de 15 jours au maximum. Nous avons retrouvé jusqu'à sept larves dans un seul Glyciphage et il est fréquent d'en observer deux ou trois dans les infestations spontanées. Lorsqu'on place une telle larve dans un extrait de muqueuse intestinale de Souris maintenu à 38° C., sous le microscope il est possible d'observer la dissolution

de la paroi du kyste. Au moment où la ventouse apicale s'évagine, on voit apparaître une constriction en arrière du milieu du corps et tous les corpuscules calcaires qui se trouvaient dans la partie

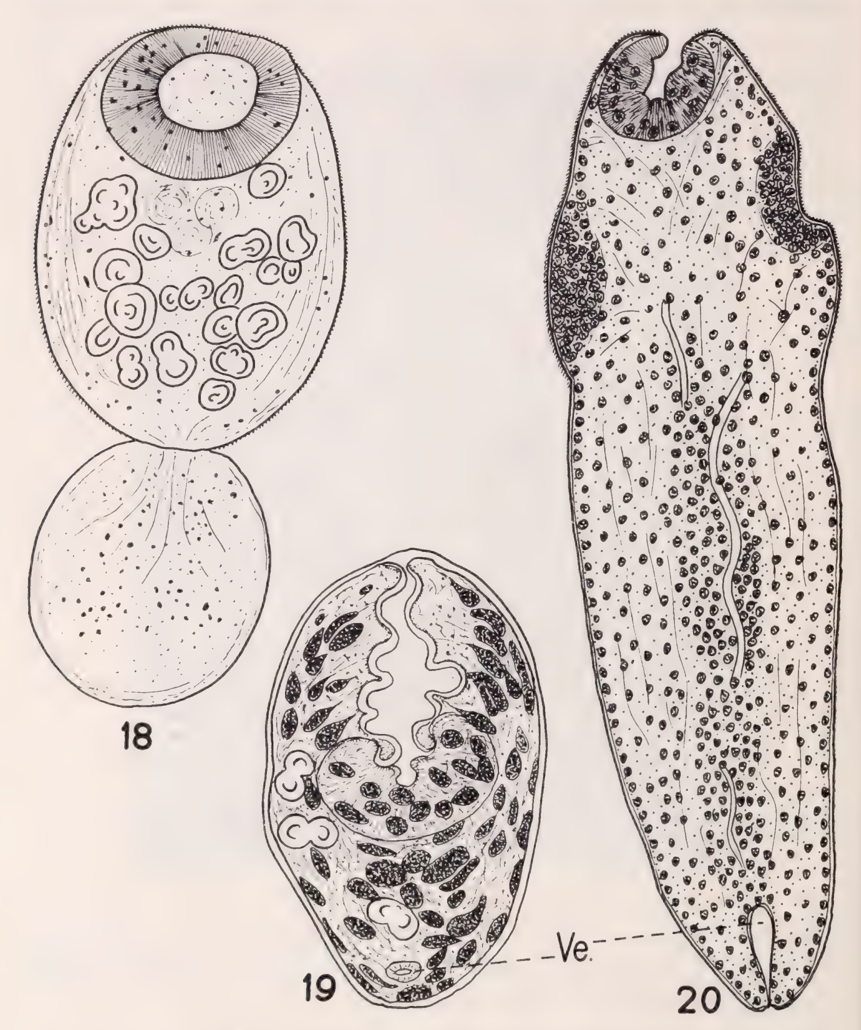


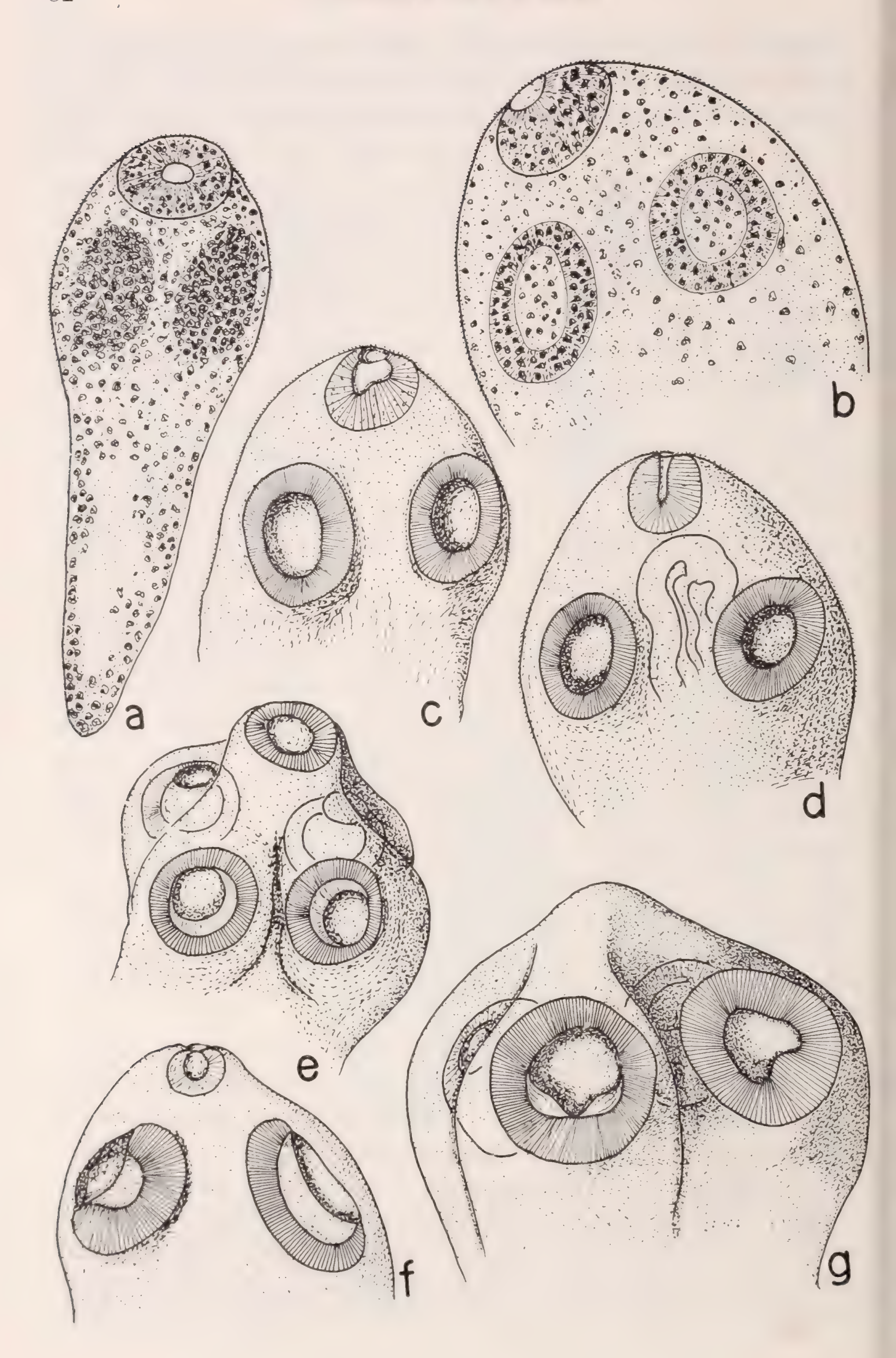
Fig. 18 à 20. — *Catenotaenia pusilla.*

18. Larve sortie de son kyste sous l'action *in vitro* de suc intestinal de Souris; tous les corpuscules calcaires ont passé dans la partie antérieure de la larve. — 19. Coupe longitudinale à travers une larve mûre située dans l'hôte intermédiaire; on voit clairement la ventouse apicale, invaginée. — 20. Coupe longitudinale d'une jeune larve fixée dans l'intestin de la Souris. Les ébauches de deux des ventouses sont bien visibles et la ventouse apicale est fonctionnelle.

postérieure, passent dans la partie antérieure (fig. 18). A l'extrémité postérieure de cette larve vient déboucher une petite vésicule excrétrice difficilement visible sur la larve vivante — elle ne figure pas sur notre dessin — mais apparaissant par contre nettement sur les coupes de la larve enkystée (fig. 19). Parvenu dans l'intestin de la Souris, la paroi du kyste est dissoute comme nous venons de le voir et la larve mise en liberté. Elle se fixe à la muqueuse intestinale au moyen de sa ventouse apicale. La plus petite forme larvaire que nous ayons pu retrouver dans l'intestin des Souris mesure 350 μ. Cette larve (fig. 20) est caractérisée par l'absence de ventouses latérales; l'emplacement de celles-ci est cependant marqué par une concentration de noyaux. Le développement des quatre ventouses latérales se poursuit lentement (fig. 21 *a*-*g*) et l'on peut constater que la ventouse apicale se résorbe peu à peu au fur et à mesure que les ventouses latérales se développent, elle disparaît finalement sans laisser de trace ainsi que nous l'avons déjà signalé antérieurement (fig. 21 *g*).

La larve que nous venons de décrire et dont nous avons suivi le développement expérimental et spontané chez le Glyciphage domestique doit être classée dans le groupe des larves plérocercoïdes caractérisé par un organisme compact possédant un scolex et une vésicule excrétrice terminale. Cependant, toutes les larves de ce type connues actuellement, sont munies d'un scolex dont la structure est apparemment identique à celui du Ver adulte correspondant. C'est d'ailleurs là un caractère constant chez toutes les larves de Cestodes, cysticerques ou cysticercoïdes et qui permet de rattacher une forme larvaire donnée à un groupe systématique déterminé. Lorsque le scolex larvaire possède un rostre armé de crochets il est possible, dans la plupart des cas, d'attribuer la larve à une espèce déterminée de Ténia.

La larve plérocercoïde de *Catenotaenia pusilla* ne présente rien de semblable puisque les quatre ventouses n'apparaissent que dans l'hôte définitif. En nous basant sur nos connaissances actuelles des larves de Cestodes, nous devrions considérer la larve de *Catenotaenia* comme étant une forme larvaire incomplète. Cependant, la présence d'une ventouse apicale volumineuse et fonctionnelle, nous montre que nous avons affaire à un nouveau type de larve. Il est curieux de constater que notre larve rappelle par sa structure celle décrite par SHIPLEY et HORNELL (1904) dans l'Huître perlière de


a
b
c
d
e
f
g

Ceylan ainsi que dans le noyau de certaines perles fines et dont les Vers adultes correspondant doivent probablement être attribués à la famille des *Lecanicephalidae* parasites de Sélaciens ! Il faut placer dans cette même catégorie de larves celles décrites sous le nom de *Merocercus* successivement par HORNELL et par WILLEY (vide SOUTHWELL et PRASHAD, 1918, p. 125) chez *Placuna placenta* (Lamellibranche). Cependant, ces dernières larves présentent une multiplication endogène des plérocercoïdes dont le mécanisme reste encore obscur. SOUTHWELL (1921) a décrit chez une Méduse des larves plérocercoïdes qui présentent apparemment une analogie assez grande avec le type larvaire qui nous intéresse. Les larves observées par WAGENER (1854, p. 49, pl. IX, fig. 119-120) chez des Poissons pêchés au large de Nice et décrites sous le nom de *Scolices Bothriis simplicibus* (erste Form), se rapprochent nettement des larves mentionnées ci-dessus. Leur présence chez des Poissons semble indiquer la possibilité d'un réencapsulement.

D'autre part, la résorption de la ventouse apicale, bien développée chez les larves mais absente chez l'adulte, s'observe également chez plusieurs espèces d'*Ichthyotaeniidae* parasites de Poissons et de Reptiles. Cependant, ces larves possèdent toujours, en plus de l'organe apical, quatre ventouses bien développées. Notons encore que HERDE (1938) a observé chez la larve d'*Ophiotaenia perspicua* que l'organe apical se développe avant les ventouses, chez le procercoïde déjà.

Les formes larvaires que nous venons de passer rapidement en revue se rencontrent exclusivement chez des Invertébrés ou Vertébrés aquatiques, marins ou dulçaquicoles; ce sont des plérocercoïdes typiques que la structure du scolex permet de rapporter à des Cestodes adultes connus. La larve de *Catenotaenia* ne présente ni ces caractères morphologiques ni ces particularités biologiques; il s'agit d'une forme larvaire qui ne peut être classée dans aucune des catégories actuellement reconnues et qui doit par conséquent être considérée comme nouvelle. Nous proposons de la désigner sous

---

FIG. 21 *a-g*. — *Catenotaenia pusilla*.

Jeunes Vers montrant l'apparition graduelle des ventouses et la régression de la ventouse apicale. La longueur des exemplaires est, pour *a*, 350 μ; *b* 600 μ; *c* 680 μ; *d* 5 mm.; *e* 2,5 mm.; *f* est sub-adulte et *g* adulte. Les scolex *e* et *g* ont été fixés en place dans l'intestin, c'est la raison pour laquelle les ventouses sont saillantes.

le nom de larve mérocercoïde, terme dont l'étymologie peut être discutée, mais qui rappelle néanmoins qu'il s'agit d'une larve plérocercoïde incomplète.

Position systématique du genre *Catenotaenia*

La présence de larves de Cestodes chez des *Tyroglyphidae* constitue elle aussi une acquisition nouvelle. Jusqu'ici, seuls les *Oribatidae* ont été signalés comme pouvant héberger spontanément des cysticercoïdes d'Anoplocéphalides; ils ont également pu être infestés expérimentalement (Stunkard, 1938, 1940, 1941). Si pour des raisons de commodité de la systématique on réunit aujourd'hui les *Tyroglyphidae* et les *Oribatidae* dans le sous-ordre des *Sarcoptiformes*, cela n'implique pas nécessairement qu'il existe des liens de parenté entre ces deux groupes (Vitzthum, 1943, p. 750). Les larves d'Anoplocéphalides décrites par Stunkard (*loc. cit.*) sont du type cysticercoïde; leur développement expérimental se fait très lentement puisqu'elles ne sont complètement constituées qu'au bout de trois mois seulement. Chez *Catenotaenia*, nous avons vu qu'il s'agit d'une larve mérocercoïde dont le développement est achevé en quinze jours. On pourrait néanmoins se demander si le fait d'évoluer chez des Acariens ne permettrait pas d'envisager des affinités possibles du genre *Catenotaenia* avec les *Anoplocephalidae* ? Il est vrai que nos connaissances sur le développement des Cyclophyllides sont encore très rudimentaires. L'évolution des Anoplocéphalides n'a été établie que pour trois genres, *Bertiella*, *Cittotaenia*, *Moniezia*. D'autre part, toute la systématique actuelle des Cestodes est basée sur la morphologie des adultes en attendant qu'un plus grand nombre de cycles évolutifs soient connus. Dans le cas particulier, la différence entre les larves cysticercoïdes des Anoplocéphalides cités plus haut et la larve mérocercoïde de *Catenotaenia* n'oppose pas un obstacle insurmontable à notre hypothèse. Nous connaissons par exemple chez les *Taeniidae* deux espèces voisines, *T. crassiceps* Rud. et *T. polyacantha* Leuck., toutes deux parasites du Renard et dont les formes larvaires, observées chez des petits Rongeurs, sont différentes; un cysticerque dans le premier cas et un plérocerque armé dans le deuxième.

Le genre *Catenotaenia* a été placé tantôt dans la famille des *Taeniidae* (Meggitt, 1924), tantôt dans celle des *Dilepididae*

(Fuhrmann, 1932; Joyeux et Baer, 1936). La structure de l'utérus gravide rappelle la disposition de cet organe chez les *Taeniidae*, par contre, l'arrangement des glandes génitales et en particulier l'emplacement prétesticulaire de l'ovaire, rapproche *Catenotaenia* des *Dilepididae.* Parmi les *Taeniidae*, seule de toutes les espèces connues, *T. saginata* Goeze possède un scolex inerme et un organe apical. Celui-ci, très bien développé chez la larve, a été observé par plusieurs auteurs et en particulier par Moniez (1880, p. 59, pl. i, fig. 7) qui le compare, avec raison selon nous, au rostre musculaire armé des autres espèces de *Taenia. T. saginata* est cependant une espèce caractéristique du genre *Taenia* qui a sans doute subi une mutation provoquant la perte des crochets, le rostre seul persistant.

Il est exceptionnel de trouver dans la famille des *Dilepididae* des genres possédant un scolex inerme ou tout au plus un rostre musculeux peu développé; il s'agit essentiellement de genres rentrant dans la sous-famille *Paruterininae* et qui présentent des caractères anatomiques très différents de ceux de *Catenotaenia.* Dans la famille des *Anoplocephalidae* par contre, l'absence de rostre et partant, un scolex inerme, constitue un caractère fondamental qui ne souffre pas d'exception. Par la disposition de la musculature longitudinale du strobila, la structure du système excréteur, plus ou moins ramifié suivant les espèces et, par l'arrangement des glandes génitales, le genre *Catenotaenia* pourrait parfaitement trouver sa place dans cette famille. Chez la majorité des Anoplocéphalides, les segments sont toujours plus larges que longs, cependant dans le genre *Oochoristica*, les segments adultes sont en général carrés et les segments gravides, plus longs que larges. La structure de l'utérus jeune chez *Catenotaenia* ne se retrouve chez aucun genre actuellement connu de Cyclophyllides. Cependant, sa constitution n'exclut pas ce genre des Anoplocéphalides et en particulier des *Anoplocephalinae* chez lesquels l'utérus peut être tubulaire, sacciforme ou réticulé. La structure de l'œuf et la taille réduite de l'embryon hexacanthe semblent également apparenter *Catenotaenia* aux Anoplocéphalides chez lesquels l'embryophore ne se présente pas nécessairement sous la forme d'un appareil pyriforme.

L'un de nous (Baer, 1927) a suggéré que les Anoplocéphalides auraient pris naissance à partir de la famille des *Ichthyotaeniidae*, parasites de Poissons et de Reptiles. La présence d'une ventouse apicale, larvaire, chez *Catenotaenia* viendrait encore renforcer cet

hypothèse puisque un tel organe se retrouve également chez les *Ichthyotaeniidae* dont le cycle évolutif est connu.

Les arguments dont nous faisons état ci-dessus nous paraissent suffisants pour inclure le genre *Catenotaenia* dans la famille des *Anoplocephalidae* et en particulier dans la sous-famille des *Anoplocephalinae.* Il est plus que probable que nous devrons modifier nos conceptions actuelles de la classification des Cyclophyllides lorsque nous connaîtrons mieux leurs cycles évolutifs. Dans ces conditions, toute classification ne peut être que provisoire.

Nous proposons par conséquent pour le genre *Catenotaenia* la nouvelle diagnose suivante:

Anoplocéphalinés dont le scolex porte, chez les jeunes Vers, une ventouse apicale, fonctionnelle, disparaîssant chez les adultes. Système excréteur pouvant présenter des ramifications et anastomoses secondaires. Pores sexuels irrégulièrement alternants. Conduits sexuels passant en général à la face dorsale des vaisseaux excréteurs. Pas de vésicule séminale interne dans la poche du cirre ni de vésicule séminale externe. Vagin entouré d'un manchon de cellules glandulaires, parfois très allongé et replié sur lui-même, se terminant par un réceptacle séminal. Testicules en arrière et plus rarement sur les côtés des glandes sexuelles femelles. Ovaire très ramifié, formant deux lobes volumineux, l'un ventral et l'autre dorsal. Glande vitellogène également ramifiée, située dans la moitié porale du segment. Utérus dès son origine, formé d'un axe médian avec des branches latérales. Œufs de petite taille sans appareil piriforme. Larve: un mérocercoïde chez les Acariens. Adulte chez les Rongeurs.

Espèce type: *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782).

Les espèces du genre Catenotaenia

Le genre *Catenotaenia* renferme actuellement huit espèces, à savoir: *C. pusilla* (Goeze, 1782); *C. dendritica* (Goeze, 1782); *C. lobata* Baer, 1925; *C. symmetrica* Baylis, 1927; *C. oranensis* Joyeux et Foley, 1930; *C. rhombomidis* Schulz et Landa, 1934; *C. geosciuri* Ortlepp, 1938; *C. ris* Yamaguti, 1942. Toutes ces espèces sont hébergées par des Rongeurs dont nous indiquons la liste plus loin sous chaque espèce.

C. symmetrica Baylis, 1927, a été transféré par Meggitt et Subramanian (1927, p. 207) dans le genre *Oochoristica* en raison de l'absence d'utérus, les œufs mûrs étant répandus dans le parenchyme dans des capsules utérines. Ce transfert nous paraît justifié,

mais nous ne partageons pas l'opinion de MEGGITT (1934, p. 186) quand il fait tomber cette espèce en synonymie avec *O. lemuris* (Beddard, 1916). Cette dernière espèce, très mal connue — le matériel original a disparu — a été récolté chez un Lémurien, *Nycticebus tardigradus* E. Geoff.; *O. symmetrica* provient d'un Rat noir de l'Inde. Cette espèce a été retrouvée au Japon également chez le Rat noir, *Rattus rattus* L., ainsi que chez le Rat alexandrin et redécrite par YAMAGUTI et MIYATA (1937) sous le nom de *Oochoristica ratti*. Par conséquent, ce dernier nom devient synonyme de *O. symmetrica* (Baylis, 1927), espèce parasite de Rongeurs et certainement différente de *O. lemuris* (Beddard, 1916), parasite de Lémuriens.

C. rhombomidis Schulz et Landa, 1934, chez *Rhombomys opimus* Licht. ne nous est connu que par une référence du *Zoological Record*. La description, en russe, n'est pas accompagnée de figures et nous ne pouvons par conséquent en tenir compte.

C. ris Yamaguti, 1942, trouvé chez *Sciurus lis* Temm. au Japon, a été considéré comme synonyme de *C. dendritica* (Goeze, 1782) par FUHRMANN et BAER (1943, p. 122.)

Il reste par conséquent cinq espèces dont nous indiquons ci-dessous les diagnoses ainsi que les hôtes et leur répartition géographique. Le matériel type de *C. oranensis* ne nous est pas accessible actuellement; nous nous bornons à reproduire la description qu'en ont donné JOYEUX et FOLEY (1930). Pour toutes les autres espèces, nous avons pu examiner des matériaux originaux ce qui nous a permis de compléter certaines descriptions et donner des figures nouvelles.

Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782).

Hôtes: *Mus musculus* L., *Mus wageneri albellus* Kishida, *Apodemus sylvaticus* L., *Rattus rattus* L., *Rattus norvegicus* (Erxl.), *Evotomys glareolus* Schreb., *Microtus agrestis* L., *Microtus arvalis* Pall.

Répartition: Hémisphère nord.

Longueur 30 à 160 mm. Largeur maxima 750 μ à 1,65 mm. Le scolex a 230 à 300 μ de diamètre et les ventouses, presque toujours arrondies, 72 à 115 μ de diamètre. Le système excréteur ne présente pas de ramifications. Les pores sexuels alternent irrégulièrement. Il y a 70 à 100 testicules situés en arrière des glandes sexuelles

femelles. La poche du cirre mesure 144 à 180 μ sur 90 à 72 μ. Dans le matériel quelque peu macéré, la longueur de la poche du cirre peut atteindre 250 μ et le diamètre 90 μ.

Les glandes sexuelles femelles présentent les caractères habituels

Fig. 22 et 23. — *Catenotaenia lobata*.
22. Segment adulte montrant l'ébauche de l'utérus. — 23. Segment gravide.

du genre; elles sont situées en entier en avant des testicules dans la moitié antérieure du segment. L'utérus mûr possède 9 à 13 branches latérales, elles-mêmes souvent ramifiées. Les œufs ont 22 μ sur 12 μ et l'embryon 14 μ sur 10 μ.

Catenotaenia lobata Baer, 1925.

(Fig. 22-23.)

Hôtes: *Apodemus sylvaticus* L., *Rattus marungensis* Noack, *Mastomys erythroleucus* Temm., *Mastomys coucha microdon* Peters, *Taterona kempi* Wroughton, *Evotomys glareolus* (Schreb.).

Répartition: Europe et Afrique.

La longueur varie de 12 mm à 140 mm et la largeur maxima de 1 à 2 mm. Le scolex a 300 à 700 µ de diamètre et les ventouses, circulaires, 120 à 200 µ. Le système excréteur est caractérisé par la présence de nombreuses ramifications secondaires formant un véritable réseau visible déjà sur les préparations totales. Les pores sexuels alternent irrégulièrement. La poche du cirre a 150 à 170 µ de long sur 60 µ de diamètre. Les testicules se trouvent en arrière et sur les côtés des glandes sexuelles femelles, le groupe antiporal s'étendant jusqu'au niveau antérieur de l'ovaire; il y a environ 200 testicules.

Les glandes sexuelles femelles ne présentent rien de particulier (fig. 22). L'utérus mûr possède 15 à 10 diverticules latéraux parfois bifides (fig. 23). Les œufs mûrs n'ont pas encore été décrits.

C. lobata apparaît de plus en plus comme une espèce eurafricaine. Très répandue apparemment chez les Rongeurs africains, cette espèce semble remplacer chez eux *C. pusilla* qui ne paraît jamais avoir été signalé en Afrique. En Europe, *C. lobata* se rencontre seulement chez les Rongeurs non-domestiques.

Catenotaenia oranensis Joyeux et Foley, 1930.

Hôte: *Meriones shawi shawi* Rozet.

Répartition: Algérie.

Le matériel est malheureusement fragmentaire de sorte que la longueur totale n'a pas pu être établie. Elle doit être approximativement de 60 mm environ. La largeur maxima est de 4 mm. Le scolex a 300 à 340 µ de diamètre et les ventouses, arrondies ou ovalaires mesurent 110 à 150 µ sur 100 µ.

Le système excréteur est du type habituel sans ramifications secondaires. L'alternance des pores sexuels paraît assez régulière. Les testicules sont disposés en deux champs latéraux, situés en dehors des glandes sexuelles femelles et ne présentant pas de zone

de contact entre eux en arrière de ces dernières. Leur nombre est de 180 en moyenne, le groupe antiporal en renfermant une centaine environ et le groupe poral 80. La poche du cirre mesure 120 μ sur 35 μ.

Les glandes sexuelles femelles sont caractérisées par le fait que

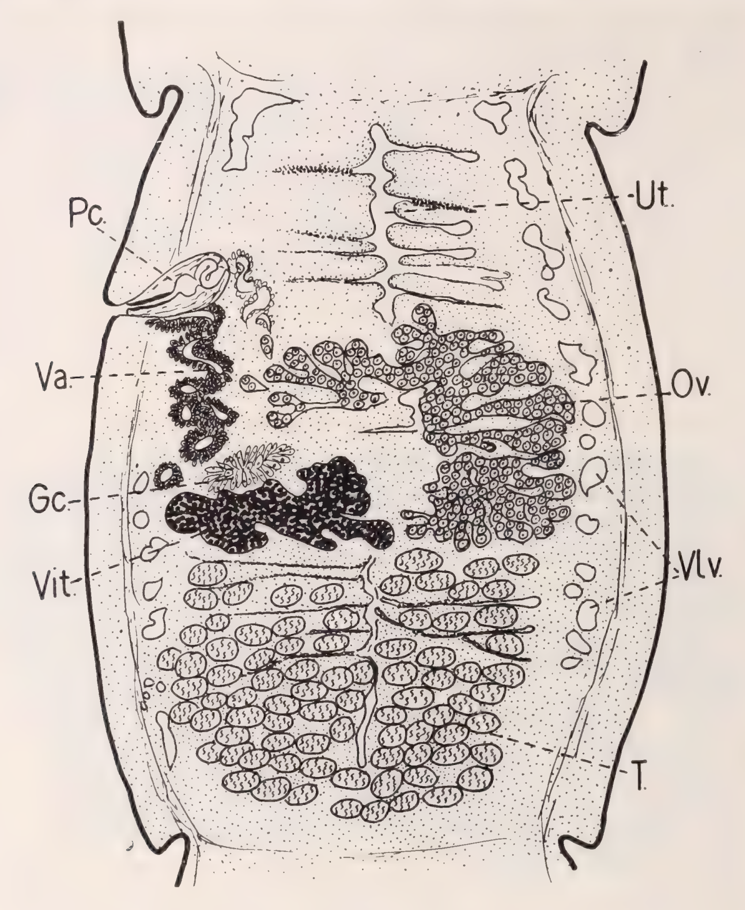


Fig. 24. — *Catenotaenia geosciuri.*
Coupe horizontale d'un segment adulte. Gc. = glande coquillière; Pc. = poche du cirre; Va. = vagin (les autres abréviations comme précédemment).

la glande vitellogène est entourée sur presque trois côtés par l'ovaire, seul le côté poral restant libre. L'utérus mûr présente un dispositif particulier en ce sens que l'axe médian est très court, logé dans le quart antérieur de l'anneau. Il en part des branches

latérales, peu nombreuses, ramifiées, qui se dirigent *en arrière* vers la partie postérieure de l'anneau. Les œufs mûrs ne sont pas connus, mais l'embryon sans crochets mesure 10 μ sur 8 μ.

C. oranensis se distingue immédiatement des autres espèces connues par la disposition en deux groupes des testicules ainsi que par la constitution de l'utérus.

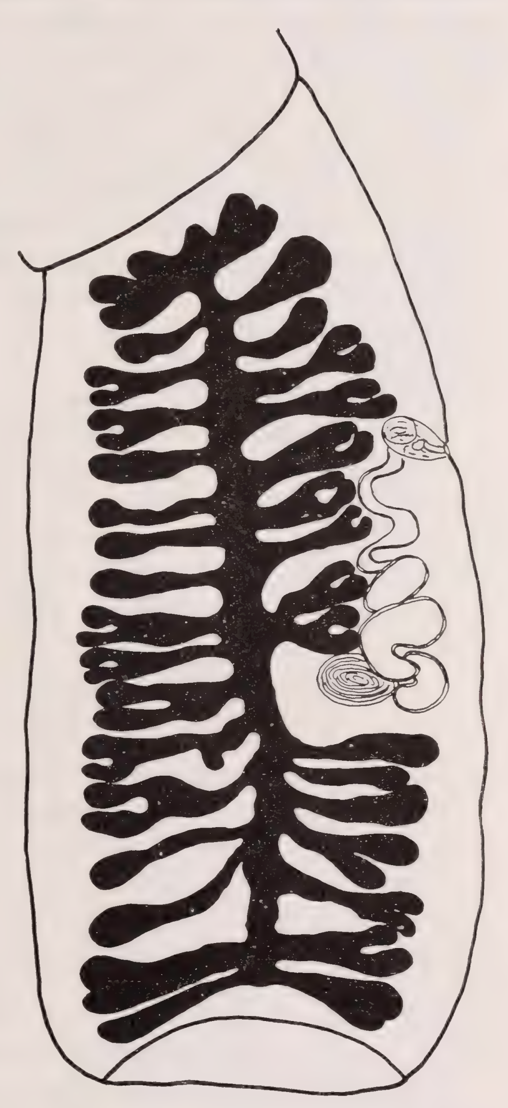


Fig. 25. — *Catenotaenia geosciuri.* Segment gravide.

Catenotaenia geosciuri Ortlepp, 1938.
(Fig. 24-25.)

Hôtes: *Geosciurus capensis* Kerr, *Xerus rutilus stephanicus* Thomas, *Euxerus erythropus* E. Geoff.

Répartition: Afrique.

Le seul échantillon entier connu mesure 93 mm. Sa largeur maxima atteint 1,6 mm. Les anneaux détachés, isolés, ont presque 15 mm de long sur 1,6 mm de large. D'après Ortlepp (1938), le scolex aurait 270 à 348 μ de diamètre et les ventouses 87 à 128 μ; d'après Fuhrmann et Baer (1943) le diamètre du scolex est de 380 à 400 μ et celui des ventouses 160 μ. Le système excréteur ne présente pas de ramifications secondaires et les pores sexuels

alternent irrégulièrement. Les testicules sont situés en arrière des glandes sexuelles femelles, il y en a environ 200. La poche du cirre mesure 200 à 250 μ sur 110 à 130 μ d'après Ortlepp; par contre, dans les échantillons de Fuhrmann et Baer elle mesure 216 à 260 μ sur 108 μ. Le canal déférent est dilaté à l'intérieur de la poche du cirre mais sans y former une véritable vésicule séminale interne.

L'ovaire est situé presque en entier dans la moitié anti-porale du segment et la glande vitellogène dans la moitié porale (fig. 24). Le vagin très long, enroulé plusieurs fois sur lui-même, constitue un des caractères les plus typiques de l'anatomie de ce Ver. L'utérus mûr possède 12 à 18 branches latérales — et non 33 à 40 comme l'indiquent par erreur Fuhrmann et Baer; ces branches sont presque toutes bifides (fig. 25). Les œufs ont 23 à 25 μ sur 14 μ et l'embryon mesure 14 à 15 μ sur 11 μ.

Cette espèce paraît adaptée aux Ecureuils terrestres africains et constitue en quelque sorte une espèce parallèle à *C. dendritica* des Ecureuils arboricoles eurafricains. Par les dimensions de la poche du cirre, 275 μ sur 90 μ, les échantillons signalés par Joyeux, Baer et Martin (1936) chez *Euxerus erythropus* doivent être rapportés à *C. geosciuri* et non à *C. dendritica* comme l'indiquent ces auteurs.

Catenotcenia dendritica (Goeze, 1782).

(Fig. 26-27.)

Synonyme: *Catenotaenia ris* Yamaguti, 1942.

Hôtes: *Sciurus vulgaris* L., *Sciurus lis* Temm., *Sciurus sp.*

Répartition: Eurasie et Afrique.

Malgré tous nos efforts nous n'avons réussi à nous procurer du matériel frais de cette espèce. Les Ecureuils semblent en diminution par suite d'épidémie et les quelques exemplaires que nous avons pu examiner étaient tous indemnes de parasites. Cette observation vient d'ailleurs confirmer celle faite par Riggenbach (1895) qui n'a pu trouver qu'un seul Ecureuil parasité sur douze examinés.

Les description que nous en donnons ainsi que les figures 26 et 27 qui l'illustrent, sont basées sur le matériel original de Riggenbach dont nous possédons quelques préparations dans nos collections.

La longueur totale varie de 100 à 150 mm et la largeur maxima est de 1,5 mm. Le scolex a 290 à 300 μ de diamètre et les quatre ventouses chacune environ 150 μ. Goeze (1782) et Yamaguti (1941)

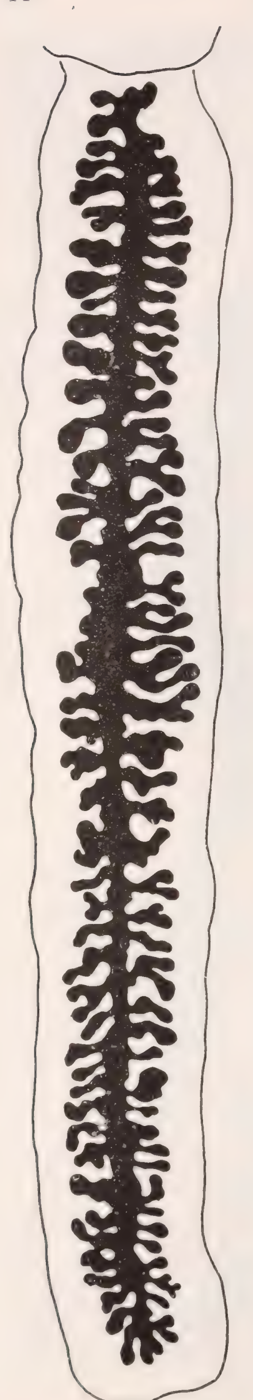
signalent la présence d'un organe apical que l'auteur japonais indique comme ayant 27 à 35 μ de diamètre. RIGGENBACH (1895) n'en a pas trouvé de trace. Les préparations que nous avons examinées ne contenant pas de scolex, nous n'avons pu vérifier l'absence de l'organe apical par nous-mêmes, nous savons cependant que la présence de cet organe est en relations avec l'age du Ver, ce qui explique les divergences d'opinions des auteurs.

Les segments adultes sont toujours plus longs que larges, la longueur s'accroissant encore dans les segments gravides. Tandis que les anneaux renfermant les glandes sexuelles mûres sont environ quatre fois plus longs que larges, les anneaux gravides sont plus de huit fois plus longs que larges. Les testicules occupent deux bandes latérales, réunies dans la partie postérieure de l'anneau, situées en arrière des glan-

FIG. 26.

Catenotaenia dendritica.

Segment adulte montrant la topographie des organes génitaux (matériel original de RIGGENBACH).



des femelles. Chaque testicule a environ 54 μ de diamètre et leur nombre total varie de 140 à 190; nous trouvons le plus souvent 150 à 160 par segment. Le chiffre de 200 à 250 indiqué par Riggenbach est par conséquent trop élevé. La poche du cirre a 144 à 180 μ sur 54 à 79 μ (120 à 180 μ sur 70 à 90 μ d'après Yamaguti, 1941, p. 14). Dans le dessin illustrant le travail de Riggenbach (1895, pl. vii, fig. 1) la poche du cirre est beaucoup trop grande par rapport aux dimensions du segment et c'est aussi la raison pour laquelle les dimensions que nous en avons données (1936, p. 453) et qui étaient calculées d'après ledit dessin, sont également trop grandes (200 à 250 μ sur 100 μ). Le canal déférent, entouré de cellules prostatiques, est peu enroulé et la partie qui passe entre les glandes femelles est parfois dilatée mais sans qu'il soit possible de considérer cette région comme constituant une vésicule séminale ainsi que le fait Riggenbach (1895, p. 714). Le pore sexuel se trouve dans le tiers antérieur du segment. Le vagin, assez court, est parfois dilaté dans sa partie distale. Cependant, le véritable réceptacle séminal de forme sphérique se trouve dans la partie proximale du vagin. Les glandes sexuelles femelles sont caractérisées par leur disposition dans le sens de la longueur du segment, l'ovaire étant antiporal et la glande vitellogène, porale, est situé sur le côté de l'ovaire et non en arrière de celui-ci. Les deux glandes sont très fortement ramifiées. L'utérus mûr s'étend dans toute la longueur du segment gravide ; il présente 35 à 40 évaginations latérales elles-mêmes souvent bifides.

Fig. 27. — *Catenotaenia dendritica*. Segment gravide.

Riggenbach (1895, pl. vii, fig. 4) figure un nombre beaucoup trop faible de branches utérines. Il n'y a pas d'œufs mûrs dans nos préparations. Les dimensions qu'en indique Riggenbach ne peuvent pas être justes puisque ces œufs ne renferment même pas d'onchosphère. Yamaguti (1941, p. 14) trouve que les œufs mesurent 18 à 33 μ sur 16 à 30 μ et que la coque est très mince et transparente. Vu la minceur et la transparence de la coque nous nous demandons si ces œufs étaient véritablement mûrs ou non.

Clé de détermination des espèces du genre Catenotaenia

1	Testicules situés en arrière des glandes femelles . .	2
	Testicules situés à la fois sur les côtés et en arrière des glandes femelles	4
2	Vagin court, rectiligne	3
	Vagin très long, enroulé sur lui-même . .	*C. geosciuri*
3	140 à 180 testicules; utérus avec 35-40 diverticules	*C. dendritica*
	70 à 100 testicules; utérus avec 9-13 diverticules	*C. pusilla*
4	Testicules en deux groupes latéraux; système excréteur normal	*C. oranensis*
	Testicules en deux groupes réunis en arrière des glandes femelles; système excréteur ramifié	*C. lobata*

Action de *Catenotaenia pusilla* sur son hôte

Malgré les infestations parfois intenses des Souris par *Catenotaenia pusilla*, ce Cestode ne paraît pas exercer d'action pathogène sur son hôte. Nous l'avons trouvé parfois associé à *Hymenolepis microstoma* qui, lui, provoque par sa présence dans les voies biliaires et en particulier dans le cholédoque, une irritation considérable avec réaction tissulaire et néoformation de nature adénomateuse décrites par Joyeux et Kobozieff (1928). La coupe transversale que nous reproduisons dans la figure 28 passe à la fois par le cholédoque et le duodénum. On voit dans la lumière de ce dernier cinq exemplaires de *C. pusilla*; la paroi du cholédoque est fortement

hypertrophiée et dans sa lumière se trouvent plusieurs individus de *H. microstoma*.

En examinant soigneusement l'intestin grêle des Souris dans toute sa longueur, nous avons constaté qu'il est fréquent d'observer que plusieurs infestations successives de *C. pusilla* se rencontrent en même temps. On trouve en effet, des Vers à tous les stades du développement, depuis les plus jeunes longs d'un millimètre à peine

Fig. 28.

Coupe transversale passant à la fois par le duodénum (à gauche) et le cholédoque (à droite) d'une Souris. On voit dans le duodénum 5 individus de *C. pusilla* et dans le cholédoque, plusieurs morceaux de *H. microstoma*. La paroi du cholédoque est épaissie et présente des néoformations adénomateuses.

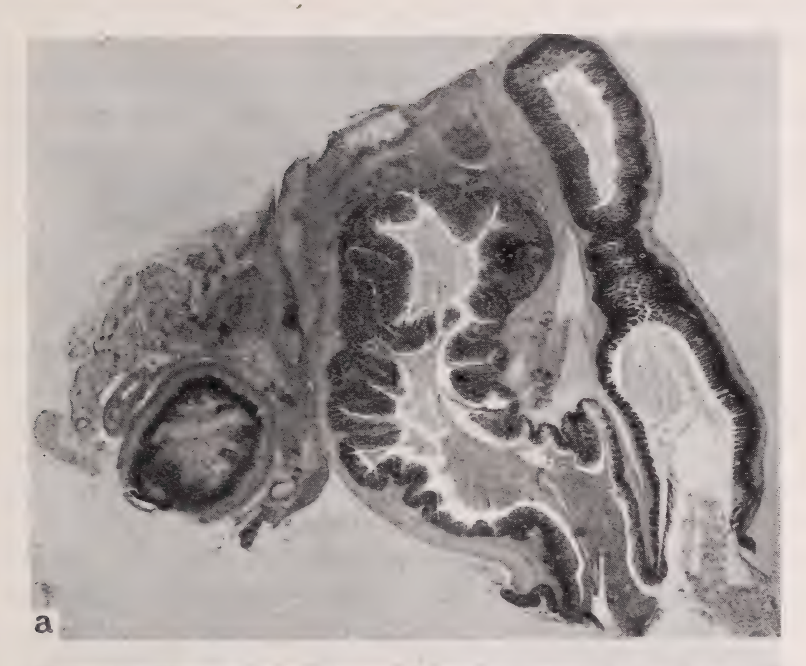
jusqu'aux Vers adultes porteurs d'anneaux gravides. D'autre part, ces Vers ne paraissent pas présenter de localisation déterminée dans l'intestin comme c'est généralement le cas chez les autres Cestodes. Nous avons trouvé des Vers fixés sur tout le parcours du grêle. Autrement dit, il ressort nettement de ces observations qu'une

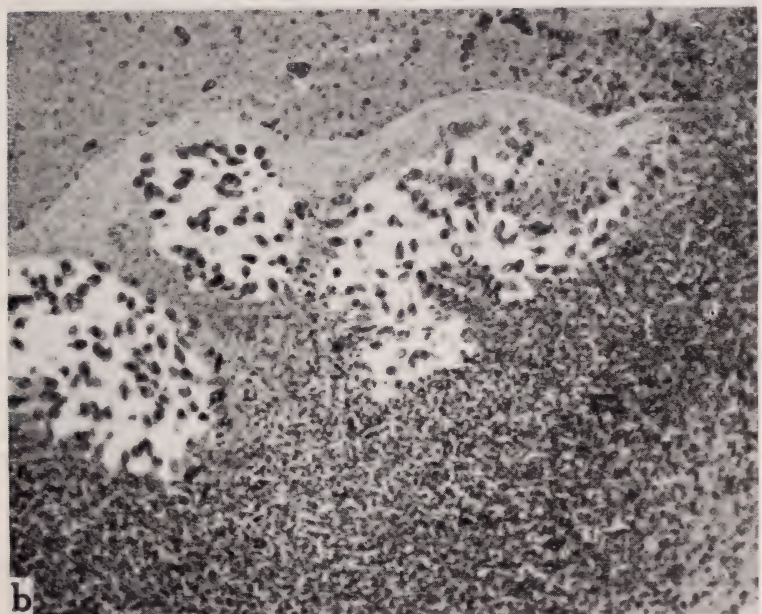
---

Fig. 29 *a* et *b*.

a) Coupe passant par l'intestin (à droite), le cæcum (au centre) et un abcès (à gauche) chez une Souris blanche (préparation E. Borrel).

b) Portion agrandie de l'abcès montrant les œufs et les restes d'un anneau gravide de *C. pusilla* dans le pus.


a


b

première infestation ne confère aucune immunité à l'hôte qui se réinfeste et se surinfeste continuellement.

On pourrait envisager chez la plupart des Cestodes qui sont strictement localisés dans l'intestin de leur hôte, l'apparition d'une immunité locale à l'endroit où ils sont attachés et qui s'opposerait par conséquent à une surinfestation. Celle-ci devient possible comme dans le cas de *C. pusilla* lorsque le Cestode peut se développer dans toute la longueur du tube digestif échappant ainsi à l'immunité locale de l'endroit où sont déjà fixés les Vers provenant d'une infestation antérieure.

Dans une coupe d'un abcès, situé au niveau du cæcum d'une Souris, que nous avions reçue autrefois de feu le professeur E. Borrel de Strasbourg (fig. 29 *a*), on voit nettement en plein tissu nécrosé de l'abcès les restes d'un anneau gravide de *C. pusilla* dont les œufs sont encore nettement reconnaissables (fig. 29 *b*). On y voit également, dans une autre partie de l'abcès que celle photographiée, les restes d'un petit Nématode, vraisemblablement de l'Oxyure *Syphacia obvelata.* Comme nous ne possédons qu'une seule coupe de cette lésion, il nous est impossible d'en connaître la localisation exacte ni de savoir si la cavité de l'abcès s'ouvre dans la lumière intestinale. Nous avons vu que les anneaux gravides de *C. pusilla* sont doués de mouvements propres et l'inflammation suppose que l'un d'eux se serait introduit dans un petit diverticule du cæcum ce qui expliquerait également la présence d'Oxyures qui sont normalement localisés dans cet organe chez la Souris. De toutes façons, la masse de leucocytes témoigne de la violence de la réaction. Il s'agit évidemment d'une affaire aiguë, accidentelle, et non d'un processus lent, quasi naturel.

OUVRAGES CITÉS

1927. BAER, Jean G. *Monographie des Cestodes de la famille des Anoplocephalidae.* Bull. Biol. France et Belgique, supp. X, 241 p., 43 fig., 4 pl.

1944. —— et JOYEUX, Ch. *Réalisation expérimentale d'un nouveau cycle évolutif de Cestode de Souris blanche (note préliminaire).* Actes Soc. helvet. Sc. Nat. Sils, 124e session, p. 123-124.

1927. BAYLIS, H. A. *The Cestode genus Catenotaenia.* Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 9, vol. 19, pp. 433-439, fig. 1-2.

1845. DUJARDIN, F. *Histoire naturelle des Helminthes ou Vers intestinaux.* Paris.

1932. FUHRMANN, O. *Les Ténias des Oiseaux.* Mem. Univ. Neuchâtel, vol. 8, 381 p., 147 fig.

1943. —— et BAER, Jean-G. *Mission biologique Sagan-Omo (Ethiopie méridionale), 1939, dirigée par le professeur Eduardo Zavattari. Cestodes.* Bull. Soc. Neuch. Sc. Nat., t. 68, pp. 113-140, fig. 1-22.

1782. GOEZE, J. A. E. *Versuch einer Naturgeschichte der Eingeweidewürmer thierischer Körper.* Blankenberg, XII+472 p., 35 pl.

1938. HERDE, K. E. *Early development of Ophiotaenia perspicua LaRue.* Trans. Am. Micr. Soc., vol. 57, pp. 282-291, fig. 1-18.

1938. HUGHES, E. T. and HUGHES, A. M. (née HORA). *The internal anatomy and post-embryonic development of Glyciphagus domesticus de Geer.* Proc. Zool. Soc. London, vol. 108, ser. B, pp. 715-732, fig. 1-6, pl. I–II.

1906. JANICKI, C. von. *Studien an Säugetiercestoden.* Zeitschr. Wiss. Zool., Bd. 81, pp. 505-597, pl. XX-XVX.

1907. —— *Über die Embryonalentwicklung von Taenia serrata Goeze.* Ibid., Bd. 87, pp. 685-724, pl. XXXIV-XXXV, 3 fig.

1928. JOYEUX, Ch. et KOBOZIEFF, N. I. *Recherches sur l'Hymenolepis microstoma (Dujardin, 1845).* Ann. Parasit., vol. 6, pp. 59-79, fig. 1-7.

1930. —— et FOLEY, H. *Les Helminthes de Meriones shawi shawi Rozet dans le Nord de l'Algérie.* Bull. Soc. Zool. France, t. 55, pp. 353-374, fig. 1-2.

1936. —— et BAER, Jean G. *Cestodes.* Faune de France, t. 30, 613 p., 569 fig. Paris.

1936. —— —— et MARTIN, R. *Sur quelques Cestodes de la Somalie-Nord.* Bull. Soc. Path. exot., t. 29, pp. 82-95, fig. 1-9.

1855. Leidy, J. *Notices on some Tapeworms.* Proc. Acad. Nat. Sc. Philad., vol. 7, p. 443, et Smithsonian Misc. Coll., vol. 46, p. 75, 1904.

1924. Meggitt, F. J. *The Cestodes of Mammals.* London, 282 p.

1934. —— *On some Tapeworms from the Bullsnake (Pityophis sayi), with remarks on the species of the genus Oochoristica (Cestoda).* Journ. Parasit., vol. 20, pp. 181-189, fig. 1.

1927. —— and Subramanian, K. *The Tapeworms of Rodents of the sub-family Murinae, with special reference to those occurring in Rangoon.* Journ. Burma Res. Soc., vol. 17, pp. 190-237.

1880. Moniez, R. *Essai monographique sur les Cysticerques.* Trav. Inst. Zool. Lille, vol. 3, pp. 1-190, pl. i-iii.

1938. Ortlepp, R. J. *South-African Helminths. Part III. Some Mammalian and Avian Cestodes.* Onderst. Journ. Vet. Sc. and An. Ind., vol. 11, pp. 23-50, fig. 1-16.

1924. Podiapolsky, B. *Zur Kenntnis der Fauna der parasitischen Würmer bei Ratten.* Rev. Microbiol. Epidemiol. Saratov, vol. 3, pp. 280-290, pl. iv.

1895. Riggenbach, E. *Taenia dendritica Goeze.* Centralbl. Bakt. u. Parasit. Orig., Bd. 17, pp. 710-716, pl. vii.

1901. Saint-Remy, G. *Contributions à l'étude du développement des Cestodes. II. Le développement embryonnaire de Taenia serrata Goeze.* Arch. Parasit., t. 4, pp. 143-156, pl. iii.

1904. Shipley, A. and Hornell, J. *Parasites of the Pearl Oyster.* Rep. Pearl Oyster Fisheries, Part II, pp. 77-106, pl. i-iv.

1921. Southwell, T. *On a larval Cestode from the Umbrella Jelly-Fish.* Mem. Ind. Mus., vol. 5, pp. 561-562, 1 fig.

1918. —— and Prashad, B. *Methods of asexual and parthenogenetic reproduction in Cestodes.* Journ. Parasit., vol. 4, pp. 122-129, fig. 1-12.

1862. Stieda, L. *Ein Beitrag zur Kenntnis der Tänien.* Archiv f. Naturg., Jahrg. 28, Bd. 1, pp. 200-209, pl. viii.

1938. Stunkard, H. W. *The development of Moniezia expansa in the intermediate host.* Parasitol., vol. 30, pp. 491-501, pl. xvi.

1940. —— *Observations on the development of the Cestode Bertiella studeri.* Rep. Proc. 3rd Int. Congr. Microbiol. New York, pp. 460-461.

1941. —— *Studies on the life-history of the Anoplocephaline Cestodes of Hares and Rabbitts.* Journ. Parasit., vol. 27, pp. 299-325, pl. i-v.

1881. Van Beneden, E. *Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Ténias.* Arch. Biol., t. 2, pp. 183-210, pl. xii-xiii.

1943. VITZTHUM, H., Graf. *Acarina.* Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 5, Abt. 4, Buch 5, 1011 p., 522 fig.

1854. WAGENER, G. R. *Die Entwicklung der Cestoden nach einigen Untersuchungen.* Verhandl. K. Leop.-Carol. Akad. Naturf., Bd. 24, Suppl., 91 p., 22 pl.

1935. YAMAGUTI, S. *Studies on the Helminth Fauna of Japan. Part 7. Cestodes of Mammals and Snakes.* Jap. Journ. Zool., vol. 6, pp. 233-246, fig. 1-27.

1942. —— *Studies on the Helminth Fauna of Japan. Part 42. Cestodes of Mammals*, II. Kyoto, 18 p., 6 pl.

1937. —— and MIYATA, I. *A new Tapeworm (Oochoristica ratti) of the Family Anoplocephalidae from Rattus rattus rattus and Rattus r. alexandrinus.* Jap. Journ. Zool., vol. 7, pp. 501-503, pl. XXVI.

Tome 52, nº 3. — Février 1945

Travail de l'Institut de Zoologie de l'Université de Bâle
Directeur : Prof. D^r A. Portmann

Développement embryonnaire et post-embryonnaire des gonades normales et agamétiques de *Drosophila melanogaster*

par

A. N. ABOÏM

(Lisbonne)

Avec 37 figures dans le texte.

TABLE DES MATIÈRES

I. INTRODUCTION.

Peu après la découverte, par Robin (1862), des « cellules polaires » de l'embryon des Chironomides, Leuckart (1865) en se basant sur ses études de l'embryologie de *Miastor*, et Metschnikoff (1866) au cours d'études identiques sur *Simulia*, ont attribué à ces cellules un rôle dans la formation des organes sexuels. Mais c'est à Balbiani (1885) que revient le mérite d'être le premier à démontrer d'une façon claire, sur *Chironomus*, le bien-fondé des suggestions des deux auteurs précédents. Puis Ritter (1890) a confirmé, aussi sur *Chironomus*, cette conclusion.

Noack (1901) n'a pas suivi l'évolution des cellules polaires de

Calliphora au delà du moment où elles traversent le fond de la cavité proctodéale; cependant, il voit en ces cellules l'origine des cellules germinales et des organes sexuels. Huettner (1923) a étudié en détail la formation des cellules polaires de *Drosophila melanogaster*, mais il n'a pas suivi leur évolution; toutefois, il adopte les vues de Noack.

C'est Hegner (1908-1911) qui le premier a essayé de vérifier expérimentalement, chez les *Coléoptères*, les résultats histologiques des auteurs précédents et de lui-même (1909). Au moyen de brûlures ou de piqûres du pôle postérieur d'embryons au stade blastoderme, il a cherché à obtenir une destruction ou une élimination complète du plasma polaire. Les embryons opérés n'avaient pas une longue survie, parce que l'intervention opératoire détruisait des territoires embryonnaires considérables; ces embryons étaient dépourvus de toute la partie postérieure, y compris les ébauches des gonades.

Reith (1925) a aussi pratiqué des cautérisations de la région postérieure de l'œuf de *Musca*. Par la suite, il n'a jamais retrouvé les cellules polaires, sauf dans un seul cas qui, cependant, a laissé certains doutes à cet auteur; d'ailleurs il n'a pas suivi le développement des gonades.

Il est évident que ces deux seuls essais expérimentaux n'ont pas réussi à éclaircir le problème, posé par les études histologiques, de la formation des gonades aux dépens des cellules polaires.

C'est à Geigy (1931) que revient le mérite d'être le premier à montrer expérimentalement la part que ces cellules prennent dans l'organisation des glandes génitales des Diptères.

En effet, après avoir mis au point une technique d'irradiation par les rayons ultra-violets aussi élégante que précise, cet auteur a réussi à détruire électivement le plasma polaire de l'œuf de *Drosophila melanogaster*. Les œufs irradiés se sont développés d'une façon entièrement normale, et ils ont donné presque toujours des imagos, mâles et femelles, qui s'accouplaient normalement mais qui se sont montrés néanmoins stériles. L'autopsie de ces imagos a révélé, contre toute attente, l'existence soit des deux ovaires, soit des deux testicules, de taille très réduite mais dont l'architecture était tout à fait normale et dont les rapports avec les conduits génitaux étaient parfaits. Leur étude histologique a montré qu'elles étaient complètement dépourvues d'éléments sexuels.

Devant ces faits, une seule conclusion s'imposait, et c'est celle

que l'auteur en a tirée: Les cellules polaires ne donnent que les éléments germinaux, tout le reste du tissu des gonades étant d'origine mésodermique; en outre, la partie mésodermique des gonades peut se différencier en l'absence des cellules sexuelles.

En tout cas, l'auteur cité ne s'est occupé que de l'étude des cellules polaires des embryons peu après leur irradiation, et de celle des gonades imaginales dépourvues de la lignée sexuelle. Entre ces deux extrêmes il y a toute une série d'étapes dont la connaissance est indispensable à une parfaite compréhension du problème. Il fallait donc, non seulement reproduire les résultats de GEIGY, mais encore suivre pas à pas le développement embryonnaire et post-embryonnaire des gonades sans éléments germinaux. D'ailleurs, on pourrait encore se demander si ces gonades n'auraient pas été différenciées sous l'influence de quelques rares cellules polaires échappées aux rayons. L'absence complète de cellules sexuelles était hors de doute, mais il se pouvait que des cellules polaires isolées ne parviennent pas à subir l'évolution germinale.

Après ces intéressantes recherches, la question n'a jamais été reprise. Elle a été, cependant, soulevée de nouveau par HOWLAND et ROBERTSON (1934) qui, reprenant la technique des cautérisations, n'ont obtenu, il est vrai, que des résultats aussi peu précis que ceux de HEGNER et de REITH.

C'est pourquoi M. le professeur GEIGY m'a conseillé d'aborder les problèmes posés par ses expériences, et j'ai cherché à les résoudre au moyen de la même technique d'exposition aux rayons ultraviolets. Dans ce but, j'ai suivi toutes les phases du développement embryonnaire et post-embryonnaire des œufs irradiés de la Drosophile.

J'ai constaté le besoin d'éclaircir l'évolution embryonnaire normale des gonades, ainsi que certains points de la structure du testicule et de l'ovaire normaux, larvaires et nymphaux; une interprétation correcte des suite de l'irradiation, exigeait cette étude préliminaire. En effet, même les travaux les plus récents de POULSON (1937) et de HUETTNER (1940) ne donnent pas tous les éléments nécessaires à ma tâche.

Ce travail comprend donc mes observations sur les gonades normales et sur les gonades agamétiques au cours de tout le développement jusqu'au moment qui précède immédiatement l'éclosion de l'imago.

En présence des deux ordres de faits, descriptifs et expérimentaux, je suis en mesure de discuter non seulement le problème tel qu'il a été posé plus haut, mais encore quelques aspects de l'embryologie et de la structure des gonades des Diptères, qui restaient douteux jusqu'à présent. Cette discussion suivra la description des observations personnelles.

Une brève notice des résultats expérimentaux a déjà été publiée en collaboration avec mon maître (Geigy et Aboïm, 1944).

J'ai pu réaliser ce travail grâce à une bourse de l'« Instituto para a Alta Cultura » (Portugal).

Je suis heureux de pouvoir, à cette occasion, présenter à M. le professeur Dr A. Portmann mes remerciements pour l'accueil qu'il m'a fait dans son laboratoire et pour les enseignements qu'il m'a prodigués. C'est aussi à mon maître, M. le professeur Dr R. Geigy, que je dois l'expression de ma grande reconnaissance; son assistance continue et son encouragement constant ont été pour beaucoup dans la réussite de mes études.

II. TECHNIQUE.

Mes recherches ont porté sur une race sauvage de *Drosophila melanogaster*. Les élevages ont été faits dans un milieu sucré avec un peu de levure de pain, à la température constante de 24° C. Dans ces conditions, le développement embryonnaire s'accomplit en 24 heures environ; le développement larvaire et nymphal ont chacun une durée de 4½ à 5 jours.

Pour obtenir des pontes abondantes, j'ai employé la méthode suivante: Les flacons d'élevage étaient examinés tous les jours, le matin et le soir; les mouches (mâles et femelles) écloses au cours de la même journée étaient ensuite transportées dans un flacon sans mouches et avec une nourriture fraîche. Je me trouvais donc, pendant toute la durée des expériences, en possession de plusieurs stocks de mouches distribuées d'après leur âge. Comme les femelles ne pondent abondamment qu'au bout de cinq jours (Howland et Sonnenblick, 1936), celles qui étaient à leur 6e jour de vie imaginale étaient transportées dans un autre flacon sans nourriture; elles y subissaient un jeûne de trois heures. Puis elles étaient mises, par groupes de deux, dans de petits cristallisoirs dont le fond était couvert de quelques disques de papier noir

préalablement trempés dans l'eau sucrée. Le début de la ponte était suivi par la fenêtre vitrée de l'étuve. En général, un quart d'heure après la mise en cristallisoirs, toutes les femelles avaient pondu leur premier œuf. J'attendais alors encore une demi-heure et seulement après ce délai j'enlevais les femelles. Dans chacun de ces récipients il y avait 20 à 30 œufs et parfois davantage. Leur âge était calculé à partir de la fin du premier quart d'heure de ponte; il était donc connu à un quart d'heure près.

La destruction du plasma polaire a été faite par irradiation aux rayons ultra-violets, d'après la technique décrite par Geigy (1931); je n'ai introduit à cette technique qu'une petite modification. Geigy irradiait les œufs par lots de quelques dizaines, tandis que je n'en ai exposé qu'une douzaine à la fois. Cette dernière façon d'opérer exige plus de temps pour irradier un nombre d'œufs assez élevé, mais elle est plus précise; elle permet en effet un plus parfait réglage, pour chaque œuf, de l'extension de la région à exposer, et une plus grande précision dans la détermination de l'âge des œufs au moment de l'exposition.

La lampe utilisée était un « soleil d'altitude »; les œufs étaient placés à une distance de 20 cm. de celle-ci, et l'exposition avait une durée de dix minutes.

Bien que l'âge des embryons à irradier fût toujours bien déterminé, l'état de leur développement, au moment de l'exposition, était contrôlé par l'examen « in vivo » de quelques œufs-témoins. Dans ce but, j'ai mis au point la modification suivante de la technique employée par Poulson (1937). Pour faire un examen « in vivo », les œufs doivent être préalablement libérés du chorion. Alors, les œufs-témoins étaient placés sur un porte-objet avec une petite goutte d'eau distillée. Ils ne tardaient pas à sécher sous la chaleur dégagée par la lampe qui illuminait le champ d'observation d'une loupe binoculaire; en conséquence, ils restaient fermement fixés au porte-objet. A l'instant précis où ceci se produisait, les œufs étaient légèrement touchés avec la pointe ronde d'une fine aiguille en verre. Sous cette petite pression le chorion sec éclatait tout de suite et était facilement enlevé avec un petit pinceau mouillé. Cette méthode permet de peler rapidement un grand nombre d'œufs, avec 100% de réussite.

Les œufs dépourvus de leur chorion étaient alors mis dans une chambre humide dont le fond était formé par un porte-objet. Les

parois de cette chambre étaient faites avec des fragments de couvre-objet et avaient à peu près une hauteur égale à l'épaisseur des œufs. La chambre était remplie de solution de Ringer et couverte d'un couvre-objet. Dans ces conditions l'observation microscopique pouvait être faite même avec un objectif 7. On peut tourner les œufs en déplaçant légèrement le couvre-objet.

Pour l'étude histologique j'ai utilisé le liquide de Dubosq-Brasil comme fixateur. Au moment de la fixation, les œufs étaient légèrement piqués au pôle antérieur, au moyen d'une aiguille très fine. Ils ont été emparaffinés par groupes de 12, et coupés sagittalement et frontalement à 5 μ.

Les larves étaient aussi piquées pour faciliter la pénétration du fixateur; une heure après elles étaient coupées en deux moitiés dont seule la postérieure était utilisée.

Les pupes étaient libérées du puparium au moment même de la fixation et seul l'abdomen était conservé. Les prépupes (jusqu'à 12 heures de nymphose), où cette opération n'est pas possible, étaient seulement coupées en deux parties; d'ailleurs, à ce stade, le puparium n'offre qu'une résistance très faible au couteau du microtome. Larves et pupes ont été coupées frontalement à 7 μ.

Les colorants employés ont été l'hématoxyline de Delafield et l'éosine.

III. GONADES NORMALES

1. Développement embryonnaire.

La formation des cellules polaires de la Drosophile a déjà été minutieusement décrite par Huettner (1923), Geigy (1931) et, encore tout récemment, par Poulson (1937) et par Rabinowitz (1941); en conséquence, je m'abstiendrai d'en parler.

De 3 heures à 3 heures et demie après la ponte, le blastoderme, déjà complètement différencié, forme du côté dorsal mais tout près du pôle postérieur une petite encoche dont les cellules sont plus hautes que toutes les autres: c'est l'ébauche de la cavité proctodéale où se logent les cellules polaires.

La bande embryonnaire s'allonge dorsalement dans le sens caudo-cranial. En même temps, l'invagination proctodéale devient de plus en plus profonde et son ouverture se déplace aussi vers la partie antérieure de l'embryon.

J'ai étudié des coupes sagittales d'embryons ayant de petites différences d'âge. J'ai pu ainsi constater (fig. 1) que le groupe des cellules polaires (c.p.) est toujours inclus dans la cavité procto-

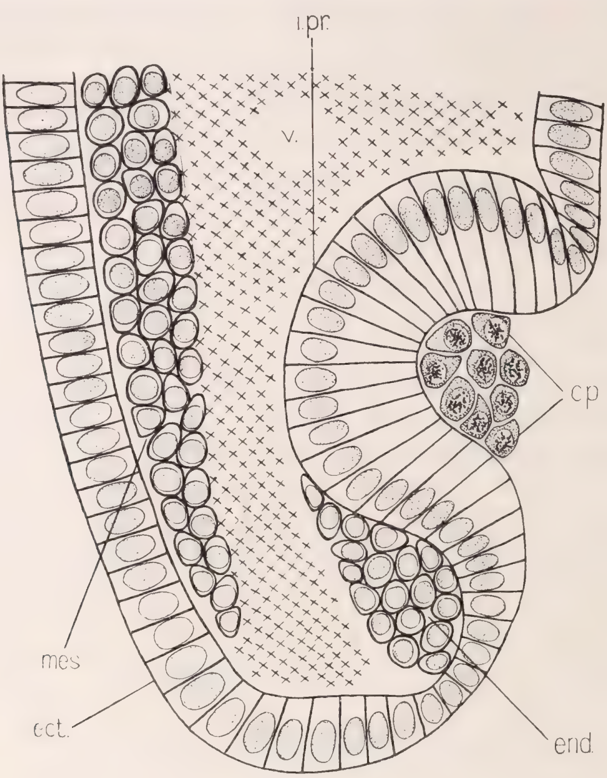


Fig. 1.

Tiers postérieur d'un embryon normal âgé de 4 heures. Coupe sagittale demi-schématique. 650 ×.

c.p. = cellules polaires; ect. = ectoderme; end. = ébauche postérieure de l'endoderme; i.pr. = invagination proctodéale; mes. = ébauche ventrale du mésoderne; v. = vitellus.

déale (i.pr.); elles suivent le mouvement du proctodéum vers l'avant.

Vers la cinquième heure du développement l'invagination proctodéale (fig. 3 A, i.pr.) est assez profonde. Elle est coudée à angle droit; sa branche la plus large et la plus longue est orientée vers le pôle postérieur de l'embryon. Son ouverture (o.pr.) est beaucoup plus étroite qu'auparavant; elle occupe déjà la situation la

plus craniale qu'elle peut atteindre, c'est-à-dire qu'elle se trouve à peu près dans la limite entre le premier et le deuxième tiers de l'embryon.

Les cellules polaires (c.p.) remplissent tout le fond de la cavité proctodéale, mais elles sont toujours séparées les unes des autres. Les cellules qui forment le fond de l'invagination proctodéale

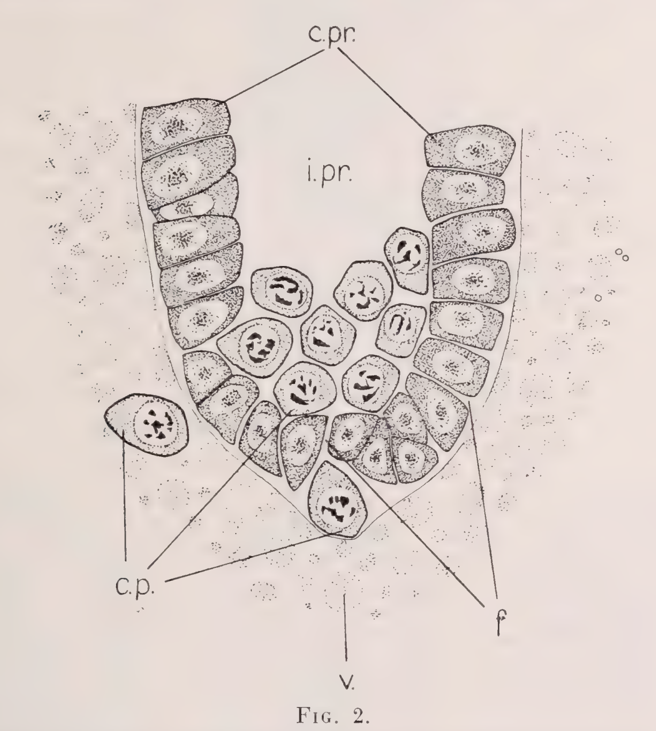


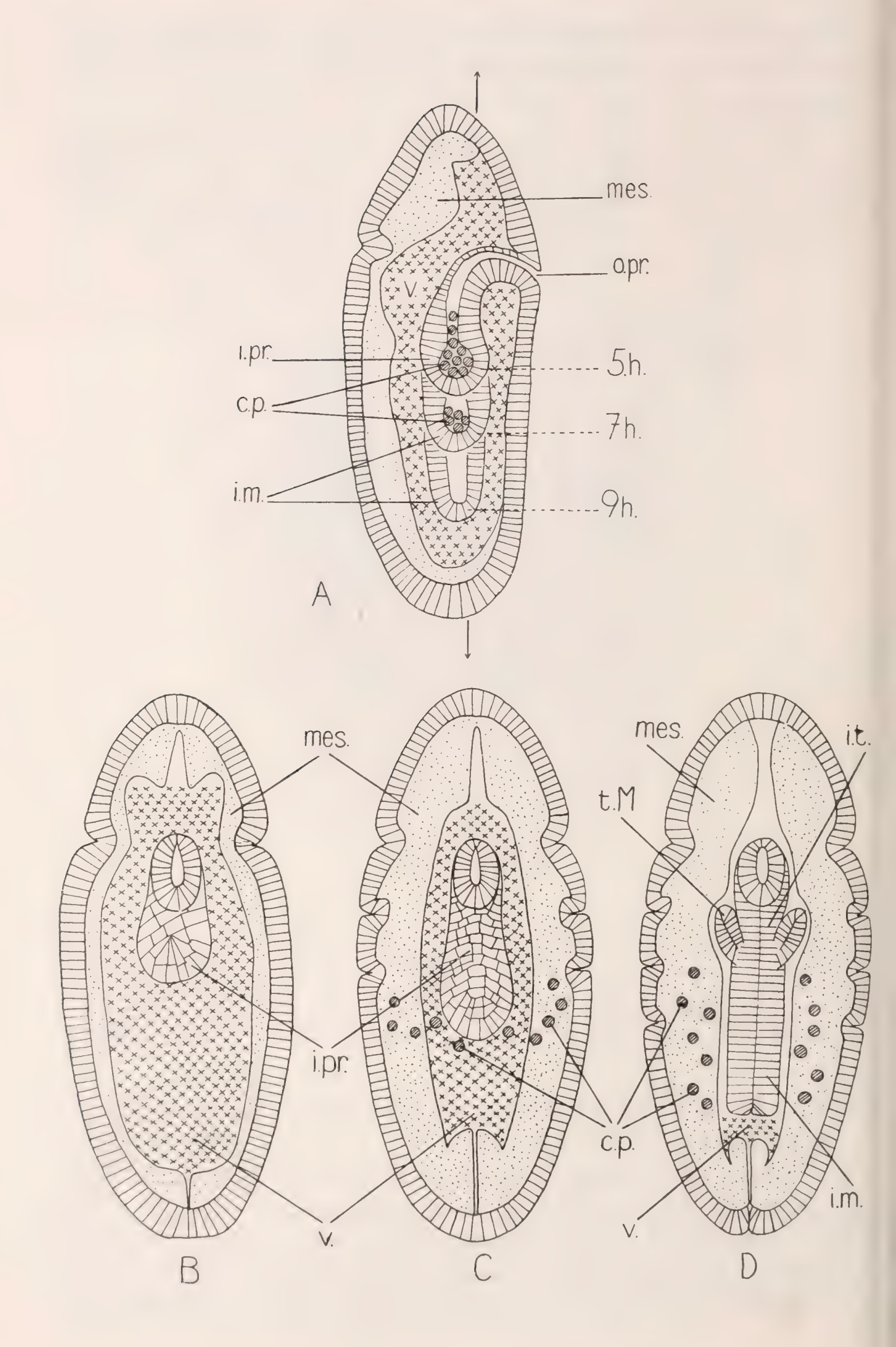
Fig. 2.

Cavité proctodéale d'un embryon normal âgé de 7 heures. Coupe frontale. 1.000 ×.

c.p. = cellules polaires; c.pr. = cellules du proctodéum; f = fentes entre les cellules du proctodéum; i.pr. = invagination proctodéale; v. = vitellus.

(fig. 2, c.pr.) ne sont pas très serrées non plus; on peut voir même quelques petites fentes entre elles (f.).

A ce moment, l'identification des cellules polaires et des cellules du futur intestin terminal est facile: les premières (fig. 2, c.p.) sont irrégulièrement polyédriques, et les noyaux à réticule chromatique fragmenté, occupant presque toute la cellule; les autres (c.pr.) sont plutôt hautes et leur cytoplasme est plus abondant; la


mes.
o.pr.
V
i.pr.
c.p.
i.m.
5.h.
7h.
9h.
A
mes.
i.t.
t.M
mes.
i.pr.
c.p.
v.
i.m.
B
C
D

chromatine est finement granuleuse et forme une sorte de peloton serré.

On commence, à ce moment même, à remarquer (fig. 2) quelques cellules polaires encaissées en partie entre deux cellules proctodéales; les pôles proximaux de celles-ci se sont écartés par suite de la pénétration de la pointe d'une cellule polaire. Ces cellules polaires sont en train de se frayer un chemin à travers des cellules proctodéales.

Six heures après la ponte (fig. 2), quelques cellules polaires sont déjà à l'intérieur de l'embryon, c'est-à-dire du côté externe de l'invagination proctodéale. Quelques-unes de ces cellules sont encore en partie encaissées entre deux cellules proctodéales. L'image qu'elles forment est inverse de celle qui a été décrite tout à l'heure; elle représente le reste du chemin par où la cellule polaire a dû passer. Quelques autres sont déjà noyées dans le vitellus (v.), mais se trouvent encore près du proctodéum.

Le moment même du passage des cellules polaires à travers les cellules proctodéales ne peut pas être précisé; à cause de la pression exercée par les cellules proctodéales, les cellules polaires se sont en effet allongées et se confondent avec leur entourage. Mais l'existence d'images nettes qui montrent la première et la dernière phase d'une traversée des cellules polaires entre les cellules proctodéales, l'existence même de fentes entre celles-ci, aussi bien que la présence de cellules polaires dans le vitellus, sont autant de faits qui permettent d'affirmer que ces cellules passent par le fond de la cavité proctodéale.

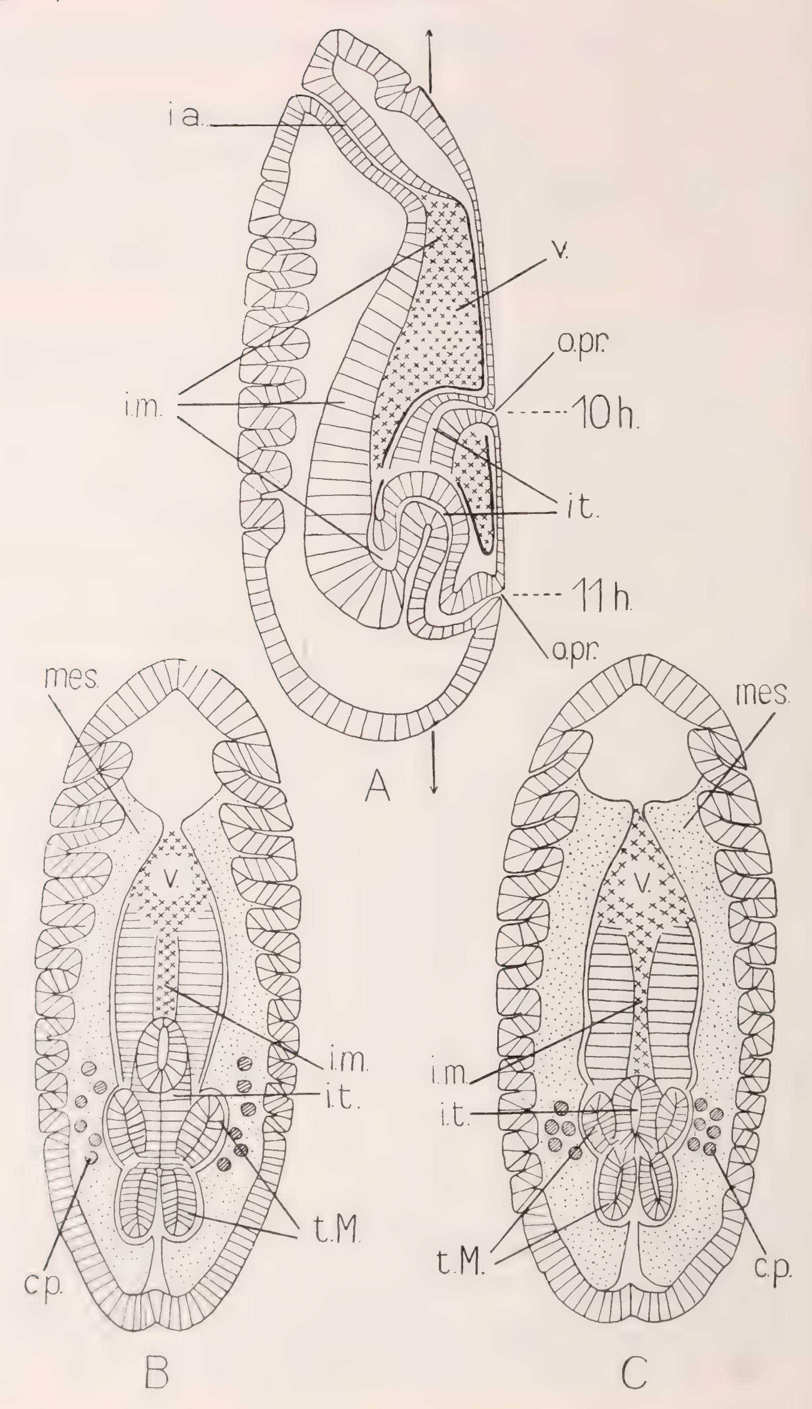
Les cellules polaires traversent isolément la paroi de l'invagination proctodéale. Dans un seul cas j'ai observé quatre cellules polaires passant ensemble.

Le passage des cellules polaires s'effectue pendant que l'invagination proctodéale grandit caudalement. Cet agrandissement est

---

Fig. 3.

Schématique. A) Coupe médio-sagittale d'un embryon normal montrant trois stades successifs du développement de l'intestin en rapport avec la sortie des cellules polaires: 5, 7 et 9 heures après la ponte. B) Coupe dorso-frontale montrant le même rapport qu'en A, de l'embryon âgé de 5 heures. C) Idem, âgé de 7 heures. D) Idem, âgé de 9 heures. Les flèches en A indiquent la direction des coupes représentées en B, C et D. Voir la signification des lettres dans l'explication de la figure 4 page 65.


i a.
v.
o.pr.
i.m.
10 h.
i t.
11 h.
o.pr.
mes.
mes.
A
v.
v.
i.m.
i.m.
i.t.
i.t.
t.M.
t.M.
c.p.
c.p.
B
C

dû, en partie, à la prolifération des cellules proctodéales elles-mêmes, et, en partie, à l'apport de cellules de l'ébauche endodermique postérieure. En même temps, les deux bandes mésodermiques longitudinales, qui ont pris naissance dans une ébauche ventrale, poussent sur les côtés de l'embryon et atteignent la paroi dorsale de celle-ci.

Les cellules polaires traversent la partie postérieure du proctodéum, de préférence à son extrémité. Sur des coupes sagittales d'embryons âgés de 6, 7 et 8 heures, j'ai pu localiser 196 cellules polaires qui venaient de traverser le fond du proctodéum; ces cellules se trouvaient donc à la dernière phase de leur passage. J'ai constaté alors que 137 d'entre elles ont passé par l'extrémité postérieure, 29 ont passé par le côté dorsal tout près de l'extrémité ou un peu en avant, et 30 ont passé par le côté ventral, en des points plus ou moins éloignés de l'extrémité. Sur des coupes frontales d'embryons du même âge que les précédents, 70 cellules polaires ont été localisées au moment où elles étaient en train de pénétrer dans le vitellus: 53 ont traversé le proctodéum par son extrémité postérieure, tandis que les autres l'ont fait par les côtés.

En examinant des coupes sagittales et frontales d'embryons de même âge, j'ai constaté que, sitôt que les cellules polaires arrivent dans le vitellus, elles s'éloignent de l'ébauche de l'intestin et se dirigent vers la paroi dorso-latérale du corps, tout en demeurant au niveau de l'extrémité caudale de cette ébauche.

Sept heures après la ponte (fig. 3 C), et peu après l'arrivée des premières cellules polaires dans le vitellus, on peut déjà observer deux à trois cellules polaires dans chaque bande mésodermique. Le mésoderme a en effet atteint une partie de la région dorsale de l'embryon.

Fig. 4.

Schématique. A) Coupe médio-sagittale d'un embryon normal montrant deux stades successifs du recul de l'intestin terminal en rapport avec le groupement des cellules polaires: 10 et 11 heures après la ponte. B) Coupe dorso-frontale, montrant le même rapport qu'en A, de l'embryon âgé de 10 heures. C) Idem, âgé de 11 heures. Les flèches en A indiquent la direction des coupes représentées en B et C.

c.p. = cellules polaires; i.a. = intestin antérieur; i.m. = intestin moyen; i.pr. = invagination proctodéale; i.t. = intestin terminal; mes. = mésoderme; o.pr. = ouverture proctodéale; t.M. = tubes de Malpighi; v. = vitellus.

Les cellules polaires sont bien séparées les unes des autres par de nombreuses cellules mésodermiques, dont elles se distinguent très bien (fig. 5): les cellules polaires (c.p.) sont beaucoup plus grandes et plus claires que les cellules mésodermiques (mes.); celles-ci délimitent un petit espace autour de chaque cellule polaire.

Dans les embryons âgés de 8 heures, l'ébauche de l'intestin est encore plus longue et les dernières cellules polaires sont en train de la quitter. Il y a, alors, un plus grand nombre de ces cellules noyées dans le mésoderme où elles prennent toujours la même disposition.

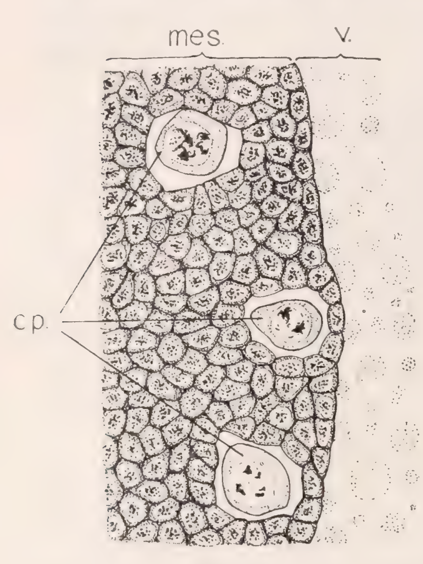


Fig. 5.

Portion du mésoderme latéro-dorsal d'un embryon normal âgé de 8 heures. 1.000 ×.

c.p. = cellules polaires; mes. = mésoderme; v. = vitellus.

Neuf heures après la ponte, l'ébauche postérieure de l'intestin moyen (fig. 3 A et D, i.m.) est déjà en communication avec l'ébauche antérieure. Les ébauches des tubes de Malpighi (t.M.) marquent la limite entre le fond du proctodéum et l'intestin moyen. A ce moment, les dernières cellules polaires ont quitté le vitellus et ont gagné les deux bandes mésodermiques qui occupent déjà la paroi dorsale.

En résumé on peut dire que chaque future cellule germinale qui se trouve dans le mésoderme y occupe une situation comprise entre le niveau de l'extrémité postérieure de l'ébauche intestinale au moment où elle l'a quitté, et le niveau de la même extrémité au moment suivant.

On observe donc maintenant dans l'un et l'autre côté de la moitié dorsale de l'embryon (fig. 3 D), plusieurs cellules polaires isolées et distribuées le long des bandes mésodermiques, depuis les ébauches des tubes de Malpighi jusqu'au bout postérieur de l'intestin moyen.

Bien que, comme il a été dit, la plus grande partie des cellules polaires traversent le fond de l'invagination proctodéale à son extré-

mité postérieure et le long de sa ligne médiane, elles n'arrivent que latéro-dorsalement au mésoderme. J'ai pu m'en assurer en examinant, dans un grand nombre de séries de coupes sagittales, l'emplacement de toutes les cellules polaires. Ainsi, chaque série ayant 24 à 26 coupes de 5 μ, les cellules polaires qui ont gagné le mésoderme des deux côtés, occupent en général, celles de droite le côté dorsal de la 5^e^ à la 8^e^ coupe, et celles de gauche le côté dorsal de la 14^e^ à la 18^e^ coupe; les cellules polaires qui sont dans le vitellus, se situent, dans l'ensemble, de la 7^e^ à la 15^e^ coupe. Tandis que les cellules polaires qui sont dans le vitellus occupent la région axiale, celles qui sont dans le mésoderme occupent donc toujours la partie dorsale des côtés de l'embryon.

Dans le but de savoir si toutes les cellules polaires formées gagnent le mésoderme, j'ai compté les initiales sexuelles présentes dans chaque embryon dès leur isolement par le blastoderme (après un peu moins de trois heures de développement) jusqu'au moment où elles sont toutes distribuées dans les deux bandes mésodermiques. C'est une opération assez difficile qui m'a conduit parfois à des nombres très éloignés. Mais, en faisant des numérations répétées sur un grand nombre d'embryons (environ 70), je suis parvenu à obtenir des moyennes sur lesquelles il est permis de fonder certains raisonnements.

Avec ces nombres, j'ai établi deux séries: l'une comprend les numérations faites depuis trois jusqu'à cinq heures d'âge, quand aucune cellule polaire n'est encore sortie de l'invagination proctodéale; l'autre comprend les comptes faits depuis six heures d'âge, quand les premières cellules polaires arrivent dans le vitellus, jusqu'à neuf heures, c'est-à-dire quand elles sont toutes dans le mésoderme.

La classe de plus grande fréquence de la première série est constituée par les valeurs comprises entre 30 et 33, avec une moyenne de 32 cellules polaires. Ce nombre est entièrement d'accord avec celui déterminé par Poulson (1937) environ trois heures après la ponte; il est aussi compris entre les valeurs moyennes déterminées par Rabinowitz (1941) aux deux mêmes moments considérés par moi (resp. 39 et 31).

La classe de plus grande fréquence de la deuxième série est constituée par les nombres compris entre 20 et 25, avec une moyenne de vingt-deux cellules polaires partagées en quantités à peu près

égales, dans les deux bandes mésodermiques. Cette deuxième série signifie que toutes les cellules polaires contenues dans la cavité proctodéale ne pénètrent pas dans le mésoderme. Mais, je n'ai jamais rien vu qui puisse être considéré comme des cellules polaires dégénérées.

On sait qu'au moment même où l'intestin atteint la région caudale de l'embryon, le futur anus commence un mouvement de recul le long de la face dorsale de l'embryon (fig. 4 A). Ce mouvement commence environ 9 heures après la ponte, et se termine 3 heures plus tard, quand l'anus atteint la position terminale définitive. En étudiant les coupes d'embryons âgés de 10 et 11 heures, j'ai remarqué que les cellules polaires suivent, dans chaque bande mésodermique, un mouvement de recul parallèle à celui de l'ouverture proctodéale.

En effet, tandis qu'à l'âge de 9 heures les cellules polaires présentent l'aspect dispersé décrit plus haut, à l'âge de 10 heures, quand l'anus (fig. 4 A et B, o.pr.) a déjà parcouru à peu près la moitié du chemin entre sa position antérieure et l'extrémité postérieure de l'embryon, les cellules polaires qui occupaient la situation la plus antérieure se sont rapprochées des autres (fig. 5 *b*, c.p.). Ainsi, les cellules polaires n'occupent plus qu'une région mésodermique comprise entre le niveau actuel de l'ouverture proctodéale et la partie la plus postérieure de l'intestin.

Vers la 11^{e} heure après la ponte, au moment où l'anus est presque terminal (fig. 4 A et C), les cellules polaires sont beaucoup plus ramassées, mais encore assez séparées les unes des autres.

Quand l'embryon entre dans sa 13^{e} heure de développement, l'anus est complètement terminal et la segmentation du corps est terminée. Les cellules polaires de chaque côté sont alors groupées au niveau du 10^{e} segment. On ne constate que la présence de rares cellules mésodermiques s'interposant entre les cellules polaires. C'est le premier rudiment de gonade embryonnaire.

Des numérations faites depuis le début du rassemblement des cellules polaires (9 heures) jusqu'au stade présent, m'ont permis d'établir une autre série dont la classe de plus grande fréquence est constituée par les valeurs comprises entre 20 et 25, avec une moyenne de 22 cellules polaires pour l'ensemble des deux bandes mésodermiques. Ceci montre que toutes les cellules polaires qui ont atteint ces bandes se groupent pour former l'ébauche de la gonade.

A ce moment, l'ébauche génitale n'est pas encore individualisée par rapport au reste du mésoderme. Ce n'est que du côté qui fait face à l'intestin qu'elle est parfaitement délimitée par une membrane mince formée de cellules mésodermiques aplaties; cette membrane se continue, d'ailleurs, le long du même côté des portions céphalique et caudale de chaque bande mésodermique.

Mais, au fur et à mesure que les cellules les plus externes du mésoderme se différencient en myoblastes, l'individualité des gonades se réalise, et elle est pratiquement complète entre la 13e et la 14e heure du développement. Chaque gonade (fig. 6) se présente alors sous forme d'un renflement elliptique des bandes mésodermiques, et occupe tout le 10e segment.

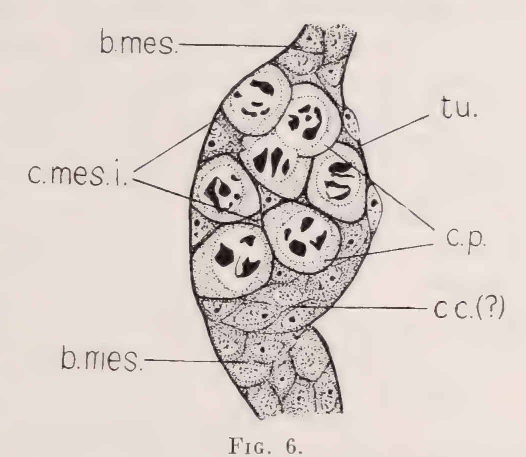


Fig. 6.
Gonade normale d'un embryon âgé de 14 heures. 1.200 ×.
b.mes. = bande mésodermique; c.c. (?) = cellules des canaux (?); c.mes.i = cellules mésodermiques interstitielles; c.p. = cellules polaires; tu. = tunique.

Les gonades sont maintenant entourées par la membrane (tu.) de cellules aplaties décrite tout à l'heure, mais leurs limites antérieure et postérieure ne sont pas encore bien précises. Par suite, il est difficile de dire en toute certitude où se termine la gonade et où commence la bande mésodermique. Ce n'est que par l'observation du rétrécissement marquant les pôles, que l'on peut en conclure à peu près où se trouve la limite entre la gonade et le futur corps gras. Seize heures après la ponte, la membrane qui revêt chaque gonade, couvre aussi les deux pôles; l'individualité des gonades est alors complète.

Chaque gonade (fig. 6) est presque entièrement remplie par les grandes cellules polaires (c.p.) isodiamétriques; leur cytoplasme est clair et peu abondant, les noyaux sont grands, sphériques et clairs, à chromatine distribuée en fragments grands et irréguliers.

Les cellules polaires, bien que très rapprochées les unes des autres, sont séparées par quelques cellules mésodermiques (c.mes.i).

Celles-ci sont de section triangulaire puisqu'elles sont situées entre les surfaces bombées de trois cellules polaires. Ces éléments mésodermiques sont identiques à ceux qui constituent la tunique de la gonade et les bandes mésodermiques elles-mêmes (b.mes.). Ils sont beaucoup plus petits que les cellules polaires; le cytoplasme est très foncé, et le noyau contient une chromatine finement granuleuse et un petit nucléole basophile.

Les seuls éléments de nature mésodermique dont il semble que l'on puisse constater la présence dans l'ébauche des gonades, sont, dans beaucoup de cas, les cellules interstitielles et celles de la tunique. En certains cas assez nombreux, cependant, on constate près du pôle postérieur la présence d'un petit groupe de cellules mésodermiques de structure identique à celle des éléments interstitiels (c. c ?); leur seule différence porte sur leur forme: elles sont elliptiques à en juger par la forme des noyaux, puisque les limites cellulaires ne sont pas nettement visibles. Ces cellules se disposent, en général, perpendiculairement au grand axe de la gonade et séparent les cellules polaires du pôle postérieur. Il est même possible d'y voir, parfois, une de ces cellules en mitose.

Dans un très grand nombre de cas, l'existence ou l'absence de cet amas mésodermique près du pôle postérieur n'offre aucun doute; l'une ou l'autre de ces deux éventualités est vérifiée simultanément dans les deux gonades de chaque embryon à n'importe quel âge. Il semble donc que cet amas constitue une formation commune seulement à certaines gonades.

La situation et la disposition de ces cellules nous font penser qu'il s'agit probablement du même amas mésodermique que celui décrit par Geigy (1931), sous le nom de « cellules des canaux », dans le testicule de la Drosophile. Ces dernières cellules sont très facilement reconnaissables même chez la larve très jeune, et je suppose qu'elles résultent directement de la prolifération des cellules de l'amas que je viens de décrire.

Au cours de tout le développement embryonnaire, les gonades conservent la structure décrite. Seulement, dans plusieurs cas, il semble que certaines cellules mésodermiques se rangent à la périphérie de la gonade entre l'enveloppe et les cellules polaires. J'ai vu aussi quelques rares cellules polaires en mitose. En tout cas, leur aspect ne change pas, et leur nombre ne semble pas beaucoup varier.

Les gonades de tous les embryons âgés de 13 à 22 heures ont

été dessinées à la chambre claire avec un grossissement de 1.000 ×. J'ai dessiné les plus grandes coupes de chaque gonade, et j'ai mesuré le plus grand diamètre du dessin le plus grand.

Puis, j'ai distribué les mesures faites en trois groupes: l'un comprend les gonades des embryons de 13, 14 et 15 heures; un autre comprend celles des embryons de 16, 17 et 18 heures; et le dernier comprend les embryons de 19, 20 et 22 heures.

Le tableau suivant en exprime les résultats statistiques:

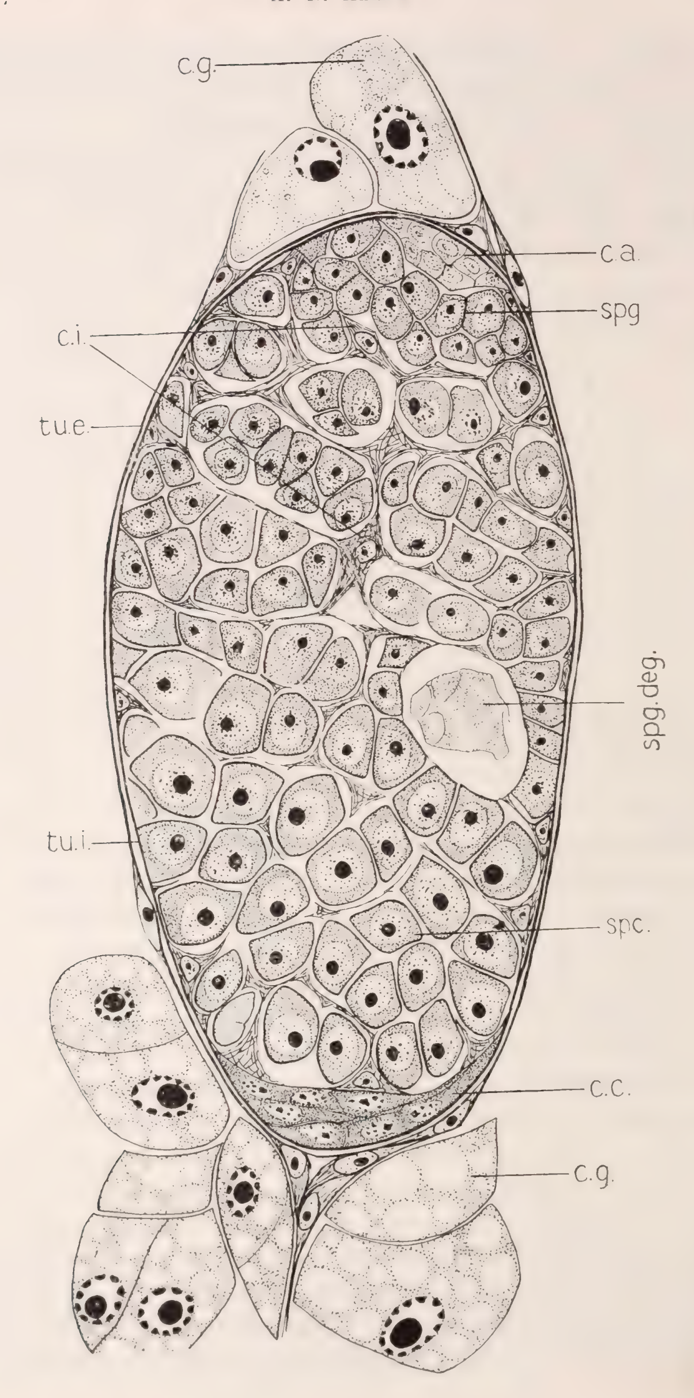
		Classes des longueurs des gonades en mm.						
		0,0170 0,0209	0,0210 0,0249	0,0250 0,0289	0,0290 0,0329	0,0330 0,0369	0,0370 0,0409	
Age des embryons en heures	13, 14 et 15	0	0	6	18	10	1	Fréquence de chaque classe
	16, 17 et 18	0	6	10	19	10	1	
	19, 20 et 22	1	3	8	10	6	2	

La classe la plus fréquente de chaque groupe est la même pour les trois groupes d'embryons: celle des gonades dont le plus grand diamètre est compris entre 0,0290 mm. et 0,0329 mm. Pour le groupe le plus jeune la moyenne de cette classe est de 0,0306 mm.; pour le groupe moyen elle est de 0,0309 mm.; et pour le groupe le plus âgé elle est de 0,0311 mm. Il n'y a donc, entre les gonades les plus jeunes et les plus âgées, qu'une différence de 0,5 μ, ce qui est parfaitement négligeable.

Par conséquent, je suis en mesure de conclure que les gonades ne grandissent pas au cours de la vie embryonnaire.

2. Développement larvaire.

Bien que la structure des gonades de la Drosophile ait été déjà l'objet de beaucoup de publications, nous trouvons nécessaire de la rappeler dans ces lignes générales pour une meilleure compréhension de la structure des gonades agamétiques. D'ailleurs, il y a


c.g.
c.a.
spg
c.i.
tu.e.
spg.deg.
tu.i.
spc.
c.c.
c.g.

encore, à ce sujet, passablement de points qui demandent une révision ou même une étude tout à fait nouvelle. Après l'étude histologique détaillée des gonades normales, que j'ai dû entreprendre pour bien comprendre les résultats de mes expériences, je me crois en mesure d'éclaircir ces points-là.

Comme on le sait, au cours du premier jour de la vie larvaire, les gonades perdent l'aspect de la gonade embryonnaire qui vient d'être décrit. Aussitôt que la larve quitte l'œuf, les gonades commencent à évoluer histologiquement et à se différencier sexuellement. On peut dès lors parler de l'ovaire et du testicule larvaires.

A ce moment, les gonades sont situées au niveau du 9[e] segment. Gonade mâle et gonade femelle sont déjà distinctes au double point de vue histologique et des dimensions: le testicule est plus grand que l'ovaire. Douze heures après l'éclosion cette différence de grandeur est tellement importante que l'on peut, « in vivo », distinguer les larves mâles des larves femelles (Kerkis, 1931).

a) *Testicule.*

Le testicule de la larve a une forme ellipsoïdale (fig. 7), il est entièrement entouré par une enveloppe mince qui constitue la tunique externe (tu.e.). Cette tunique a quelques grands noyaux aplatis, clairs, avec un grand nucléole éosinophile; elle se continue entre les cellules adipeuses (c.g.) qui couvrent les deux pôles de la gonade. Au pôle postérieur, les prolongements de la tunique externe forment une sorte de cordon qu'il n'est possible de suivre que sur une petite distance.

Sous cette tunique, il y a la tunique propre ou interne du testicule (tu.i.). C'est une membrane mince où je n'ai pu trouver de noyaux. En tout cas, j'ai des raisons de croire qu'il ne s'agit pas d'une membrane amorphe.

Le parenchyme testiculaire comprend quatre catégories cellulaires, toutes bien distinctes: juste à l'extrémité céphalique il y a

---

Fig. 7.

Coupe longitudinale d'un testicule d'une larve normale âgée d'un jour. 1.000 ×.

c.a. = cellules apicales; c.c. = cellules des canaux; c.g. = corps gras; c.i. = cellules interstitielles; spc. = spermatocytes; spg. = spermatogonies; spg. deg. = spermatogonies dégénérées; tu.e. = tunique externe; tu.i. = tunique interne.

un tout petit amas (c.a) bien défini de cellules petites, les plus petits éléments du testicule. Tantôt elles sont bien délimitées et régulières, tantôt elles ont des limites imprécises. Ces éléments sont très peu nombreux, et sont presque réduits à leur noyau clair à chromatine grossièrement granuleuse. Ce sont les cellules apicales (Geigy, 1931). La plus grande partie du testicule est remplie par les cellules germinales. Ces cellules, qui sont les plus grands éléments testiculaires, sont irrégulièrement polyédriques, elles ont un grand noyau, et leur cytoplasme est peu abondant et basophile.

Au cours des douze premières heures de la vie larvaire les cellules germinales sont toutes à peu près de la même grandeur, mais elles sont beaucoup plus nombreuses que les cellules polaires dont elles dérivent; ce sont les spermatogonies. Leur noyau est diffusément coloré par l'éosine, et la chromatine est grossièrement granuleuse. Ce n'est qu'après l'âge de 12 heures qu'il y a déjà quelques cellules germinales plus grandes que les initiales, placées vers l'extrémité postérieure du testicule; à ce moment aussi, leur noyau devient plus clair, la chromatine est finement granuleuse, et les premiers grands nucléoles acidophiles y font leur apparition.

A la fin du premier jour de la vie larvaire, les cellules germinales ont toutes cette structure; leur nombre est beaucoup plus grand, et le testicule a beaucoup grandi en longueur. On voit alors (fig. 7), dans la partie céphalique de l'organe, tout près des cellules apicales, les spermatogonies (spg.). Au fur et à mesure que les cellules germinales s'approchent du pôle caudal, elles sont de plus en plus grandes et se disposent en groupes allongés transversalement, bien délimités, et plus ou moins parallèles entre eux; ce sont les spermatocytes (spc.).

Ces groupes de spermatocytes sont délimités par des cloisons minces qui sont les prolongements anastomosés des cellules interstitielles (c.i.). Ces cellules sont peu nombreuses et ont un cytoplasme réticulé; leur noyau est clair et petit, et contient un petit nucléole acidophile. On trouve ces cellules aussi à la périphérie de la gonade, où elles sont plus nombreuses.

Ces groupes germinaux délimités par les cellules interstitielles, représentent les cystes des testicules des autres Diptères. Ils doivent avoir leur origine dans l'isolement des produits de multiplication de chaque spermatogonie, comme cela semble être le cas chez d'autres Insectes (Hegner, 1914, et Aboïm, 1944).

Dans quelques-unes de ces chambres délimitées par les cellules interstitielles, il y a, très souvent, au lieu de cellules germinales, de grandes masses acidophiles à limites bien définies (spg.deg.). Il s'agirait, d'après Gloor (1943), de spermatogonies dégénérées.

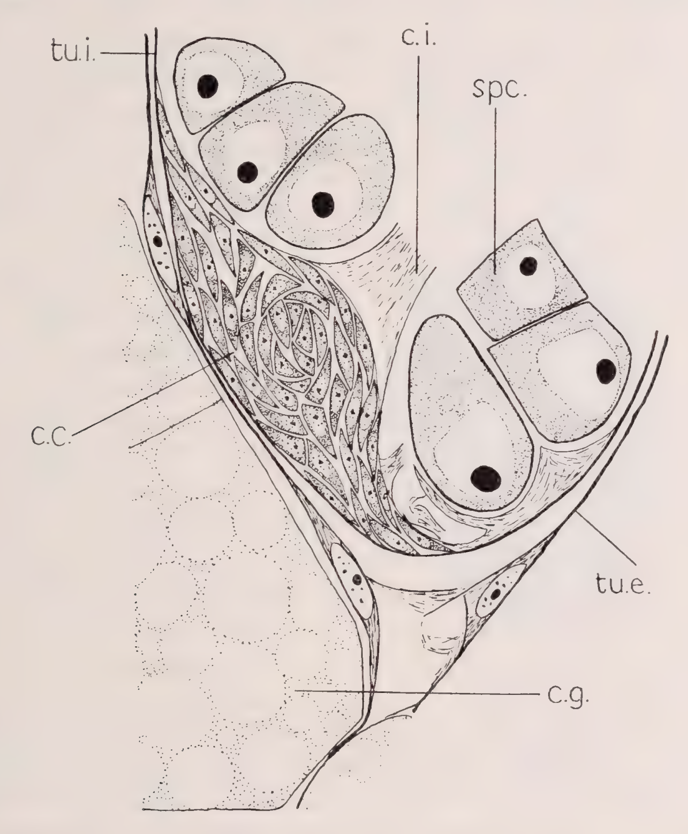


Fig. 8.

Extrémité postérieure du testicule d'une larve normale âgée de 4 jours. Coupe longitudinale. 1.000 ×.

c.c. = cellules des canaux; c.g. = corps gras; c.i. = partie d'une cellule interstitielle; spc. = spermatocytes; tu.e. = tunique externe; tu.i. = tunique interne.

En effet, je n'en ai trouvé aucun vestige dans les gonades agamétiques où seules les cellules germinales manquent.

Finalement, la dernière catégorie cellulaire forme, au pôle postérieur, une calotte concave (c.c.). Ses cellules sont très serrées, et leurs limites sont à peine discernables; elles sont à peu près

coniques, avec leur grand axe placé perpendiculairement à celui du testicule. Peu nombreuses, elles sont riches en cytoplasme basophile; leur noyau, outre quelques granules de chromatine, enferme un nucléole irrégulier et basophile. Ce sont les cellules décrites pour la première fois par Geigy (1931), sous le nom de « cellules des canaux ». Stern (1941) désigne leur ensemble par le nom de « épithélium terminal »; et Gloor (1943) propose le nom de « cellules de la calotte ». Pour des raisons exposées plus loin (p. 133 ss.), je m'en tiendrai ici à la désignation de Geigy.

Au cours de toute la vie larvaire, outre l'énorme extension en longueur due à la constante prolifération et croissance des cellules germinales, le testicule maintient la structure décrite. Ce n'est que le groupe des cellules des canaux (fig. 8, c.c.) qui accuse un début de transformation vers le 4e jour: la portion médiane de cet amas devient convexe vers l'intérieur du testicule, et ses bords montent toujours un peu le long de la tunique interne. Les cellules sont plus petites et plus nombreuses que précédemment; on y trouve d'ailleurs, assez souvent, des figures de mitose. Mais les caractères initiaux de la structure et de la forme de ces cellules sont conservés. Elles commencent seulement à s'orienter en files plus ou moins concentriques autour d'un point placé au centre de la région médiane de cet amas; leur ensemble a, par conséquent, l'aspect d'un tourbillon.

b) *Ovaire.*

L'ovaire (fig. 9) est ovale et entouré par une enveloppe mince (tu.) qui couvre aussi les pôles, et se continue, céphaliquement et caudalement, dans les corps gras (c.g.). Près des pôles cette tunique présente toujours quelques grandes cellules très allongées. Ces cellules sont pourvues de très petites vacuoles et leur noyau, bien que plus petit, est tout à fait semblable à celui des cellules des corps gras. Ce sont, par conséquent, des cellules adipeuses plus petites qui par leurs prolongements constituent cette tunique. Parfois les prolongements postérieurs de celle-ci forment aussi une sorte de cordon qui disparaît entre les cellules adipeuses.

Dans le tissu ovarique, il y a deux catégories de cellules:

Les plus grandes et plus nombreuses sont les cellules germinales. Elles sont irrégulièrement sphériques ou polyédriques.

Les autres cellules sont beaucoup plus petites, presque entière-

ment occupées par un noyau clair à chromatine granuleuse et pourvu d'un petit nucléole irrégulier ou sphérique, toujours basophile. Ces cellules, qui rappellent parfaitement celles que j'ai trouvées à la périphérie des gonades embryonnaires et entre les cellules polaires, se placent, dans l'ovaire larvaire, également à la périphérie et entre les cellules germinales. Toutes ces cellules envoient de longs prolongements qui s'anastomosent et découpent le tissu germinal en plusieurs groupes cellulaires.

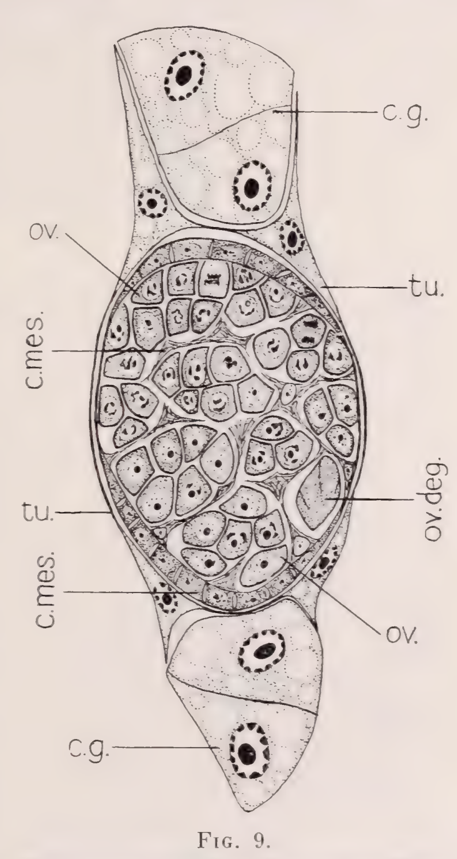


Fig. 9.

Coupe longitudinale d'un ovaire d'une larve normale âgée d'un jour. 1.000 ×.

c.g. = corps gras; c.mes. = cellules mésodermiques; ov. = ovogonies; ov. deg. = ovogonies dégénérées; tu. = tunique.

Au cours du premier jour qui suit l'éclosion, l'ovaire est peu différent de la gonade embryonnaire; cette différence ne réside que dans les dimensions légèrement plus grandes et dans un plus grand nombre de cellules germinales.

Ces dernières, abstraction faite d'une coloration diffuse du noyau par l'éosine, présentent encore les caractères des cellules polaires; mais, malgré cette coloration, les boules chromatiques restent toujours bien nettes.

A la fin de ce premier jour, les cellules germinales (ov.) sont toutes à peu près de la même grandeur, mais elles se présentent sous deux aspects: les unes comportent un noyau encore diffusément coloré et à chromatine disposée en boules ou en fragments irréguliers; les autres ont des noyaux clairs, à chromatine finement granuleuse, et à grand nucléole acidophile. Les cellules mésodermiques

(c. mes.) sont de plus en plus nombreuses à la périphérie où elles forment une couche régulière remarquable surtout dans les pôles.

Les cellules germinales continuent à évoluer et elles finissent par avoir, toutes, des noyaux clairs avec un nucléole acidophile.

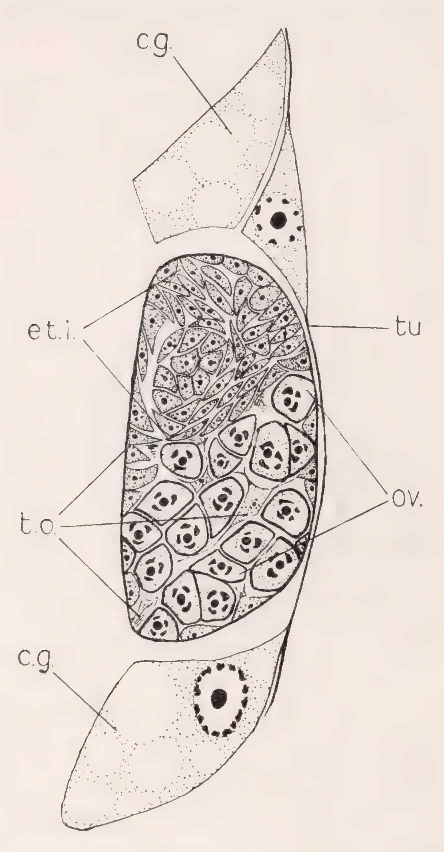


Fig. 10.

Coupe longitudinale d'un ovaire d'une larve normale âgée de 4 jours. 1.000 ×.

c.g. = corps gras; e.t.i. = ébauche du tissu interstitiel (zone antérieure); ov. = ovogonies; tu. = tunique; t.o. = tissu des ovarioles (zone postérieure).

Vers la fin du troisième jour de la vie larvaire, l'ovaire (fig. 10) est divisé en deux régions à structure différente:

L'une (e.t.i.) occupe au moins le tiers antérieur de l'ovaire. Elle est formée de cellules petites, pauvres en cytoplasme, qui renferment un noyau identique à celui des cellules mésodermiques de l'ovaire jeune. Ces cellules prennent des dispositions particulières: quelques-unes, un peu aplaties ou à section triangulaire, forment des colonnes caudalement pointues, où elles se disposent en plusieurs assises; d'autres, aplaties, sont situées en files parallèles entre les colonnes. Je vois dans cette région l'« ébauche du tissu interstitiel » dont je parlerai plus loin.

La limite entre cette zone et la suivante est très nette; on y observe, à la base du tissu situé entre les colonnes, des concavités d'ailleurs à peine sensibles.

L'autre portion (t.o.) occupe tout le reste de l'ovaire, et est essentiellement constituée par les ovogonies (ov.). Celles-ci se lais-

sent facilement reconnaître par leurs grandes dimensions et par leur grand noyau, clair, à chromatine en fragments irréguliers et à nucléole éosinophile. Ces cellules sont partagées en groupes par les mêmes cloisons cellulaires qui existent dans l'ovaire plus jeune.

Cette structure étant maintenue jusqu'à la pupaison, je passerai à l'étude des gonades de la pupe.

3. Développement nymphal.

a) *Testicule.*

Chez la prépupe (moins de 12 heures de nymphose), le testicule a déjà un début de courbure. La lignée germinale est grandement évoluée: les premiers paquets de spermatides sont déjà visibles. Mais l'organisation testiculaire est la même que chez la larve adulte; elle ne subira même pas de changements pendant la pupaison, sauf en ce qui concerne les cellules des canaux.

C'est ainsi que, après les douze premières heures de vie nymphale (fig. 11), la portion médiane de l'amas des cellules des canaux (c.c.), devient de plus en plus convexe vers l'intérieur de la gonade; il se forme une sorte de mamelon placé sur la partie centrale de la calotte initialement concave. Ces cellules sont toujours plus nombreuses, mais aussi plus grandes qu'au cours des derniers stades larvaires; elles deviennent également de plus en plus coniques. Leurs bases forment le contour de l'amas, et leurs pointes longues et un peu ondulées sont orientées vers une zone transversale qui doit marquer la limite entre le mamelon et la calotte initiale; cette zone est beaucoup plus claire et représente, sans doute, une lumière virtuelle, sinon réelle.

Cet aspect atteint toute sa netteté à la fin du premier jour de vie nymphale. A ce moment (fig. 12), les grandes cellules aplaties de la tunique externe (tu. e.) deviennent très nombreuses autour du pôle postérieur, tandis qu'elles sont toujours très rares sur toute l'extension du testicule; elles forment même à cet endroit deux ou trois couches cellulaires.

On voit aussi, chez la même pupe, l'ébauche du canal déférent, c'est-à-dire du spermiducte impair (fig. 12, spd.i.). Deux autres

formations tubulaires, pareilles et symétriques, sont attachées de l'un et de l'autre côté de l'extrémité céphalique de cette ébauche, sans qu'il y ait encore aucune communication entre leurs lumières. Ces tubes, fermés à leurs extrémités, sont coudés, et l'ouverture de l'angle formé est tournée vers la paroi latérale du corps: c'est précisément par le sommet de cet angle qu'ils s'attachent au spermiducte impair. La paroi de ces formations comprend une assise externe de cellules rectangulaires, et une autre interne de cellules hautes. C'est dans la région du sommet que leurs lumières sont plus larges et que la paroi est plus épaisse.

Les branches caudales de ces ébauches donneront, un peu plus tard, les deux prostates (pt.).

Voyons maintenant ce que donneront les branches céphaliques.

J'ai pu remarquer que chacune de ces branches se dirige en s'allongeant vers l'extrémité caudale du testicule du même côté. Quelques heures plus tard, les extrémités de ces branches (spd.p.) touchent les assises cellulaires caudales de la tunique externe du testicule. Chez la pupe de 36 heures (fig. 13), ces extrémités ont déjà pénétré dans la masse des grandes cellules de la tunique externe; elles sont même déjà plus ou moins en contact avec le groupe des cellules des canaux qui n'ont, cependant, subi aucune modification.

La portion médiane renflée des formations considérées, qui s'attache au spermiducte impair, devient de plus en plus large, tandis que la pointe céphalique, en contact avec le testicule, reste toujours étroite.

L'épithélium externe de ces ébauches est formé de cellules rectangulaires liées par leurs extrémités; le cytoplasme de ces cellules est basophile et peu abondant. L'épithélium interne est formé de cellules hautes, très nombreuses, dont les pointes sont dirigées vers la lumière. Leur cytoplasme est basophile, et les limites cellulaires sont à peine visibles: on y observe presque uniquement de grands noyaux clairs, très serrés les uns contre les autres; ils ont un nucléole basophile, et leur chromatine est finement granuleuse. Ces cellules ont un aspect très semblable à celui des cellules des canaux; il n'existe entre elles qu'une petite différence de grandeur, ces dernières étant un peu plus grandes.

On observe encore que quelques cellules de la tunique externe

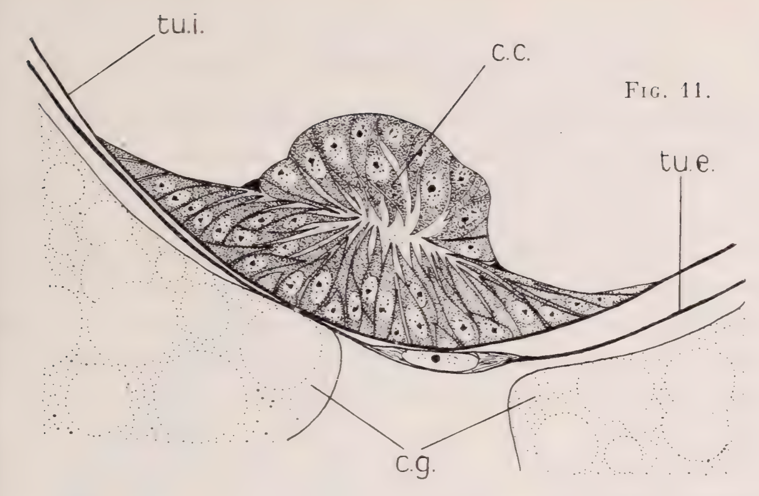


Fig. 11. — Extrémité postérieure du testicule d'une pupe normale âgée de 12 à 16 heures. Coupe longitudinale. 1.000 ×.

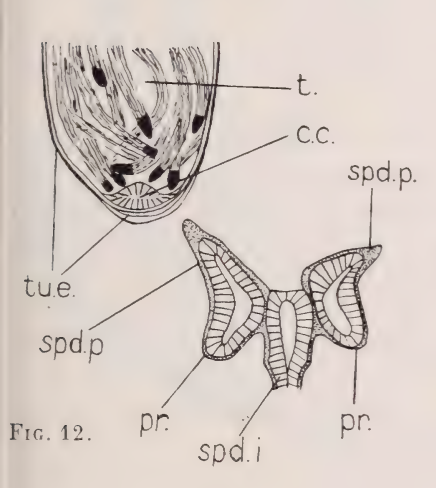
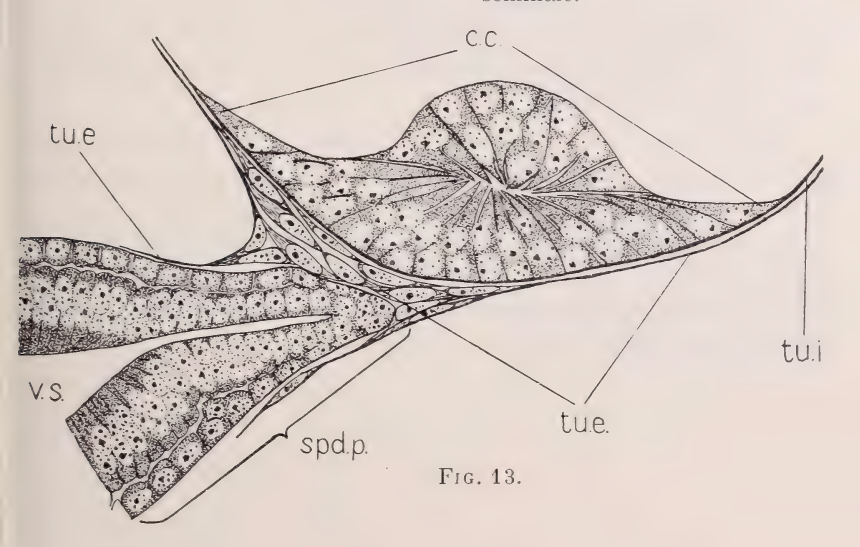


Fig. 12. — Schéma montrant, dans une pupe normale âgée d'un jour, la croissance de l'ébauche du spermiducte pair vers l'extrémité postérieure du testicule. Coupe frontale.

Fig. 13. — Extrémité postérieure du testicule d'une pupe normale âgée de 36 heures. Coupe frontale. 1.000 ×.

c.c. = cellules des canaux; c.g. = corps gras; p.r. = prostate; spd.i. = spermiducte impair; spd.p. = spermiducte pair; t. = testicule; tu.e. = tunique externe; tu.i. = tunique interne; v.s. = vésicule séminale.



du testicule entourent maintenant la partie proximale de ces ébauches, et forment aussi leur tunique externe.

Chez la pupe du troisième jour (fig. 14), la lumière de ces ébauches et celle des testicules ne font plus qu'une: les testicules et les branches céphaliques des formations paires en question, se sont soudées et ont établi une communication au moyen de laquelle les premiers jettent leur produit dans le spermiducte impair. Mais il ressort des études de SHEN (1932) que cette communication ne commence à fonctionner que quatre heures après l'éclosion du mâle.

L'amas des cellules des canaux (c.c.) n'a plus l'aspect qu'il présentait auparavant; il est de nouveau concave, mais cette concavité est beaucoup plus accentuée qu'à l'état initial, et elle est percée d'une lumière. Néanmoins, la structure histologique est toujours la même.

La tunique externe du testicule couvre maintenant tout le canal qui vient de faire sa liaison avec le testicule; elle le couvre jusqu'à son insertion dans le spermiducte impair: en conséquence, le « vas efferens » comporte aussi une tunique externe, tandis que son jumeau, l'ébauche de la prostate, n'en a aucune.

Par suite de la ressemblance déjà constatée entre les cellules des canaux et celles de l'ébauche paire, il est très difficile de marquer maintenant la limite entre ces deux formations; ce n'est qu'au moyen des dimensions plus grandes des cellules des canaux, que l'on peut deviner à peu près cette limite.

D'après ces images, je peux conclure que la branche céphalique des ébauches citées forme le spermiducte pair (spd.p.) qui fait la communication entre le testicule et le spermiducte impair; leurs portions moyennes renflées, représentent les vésicules séminales (v.s.).

Ces observations, d'ailleurs, s'accordent avec celles de DOBZHANSKY (1931) et, particulièrement, avec celles de GLEICHAUF (1936).

Par la suite, la continuation de la poussée spermatogénétique se poursuit seule sans qu'il se produise des modifications importantes du plan morphologique actuel. Les phases de cette poussée sont bien connues et sortent du cadre de ce travail.

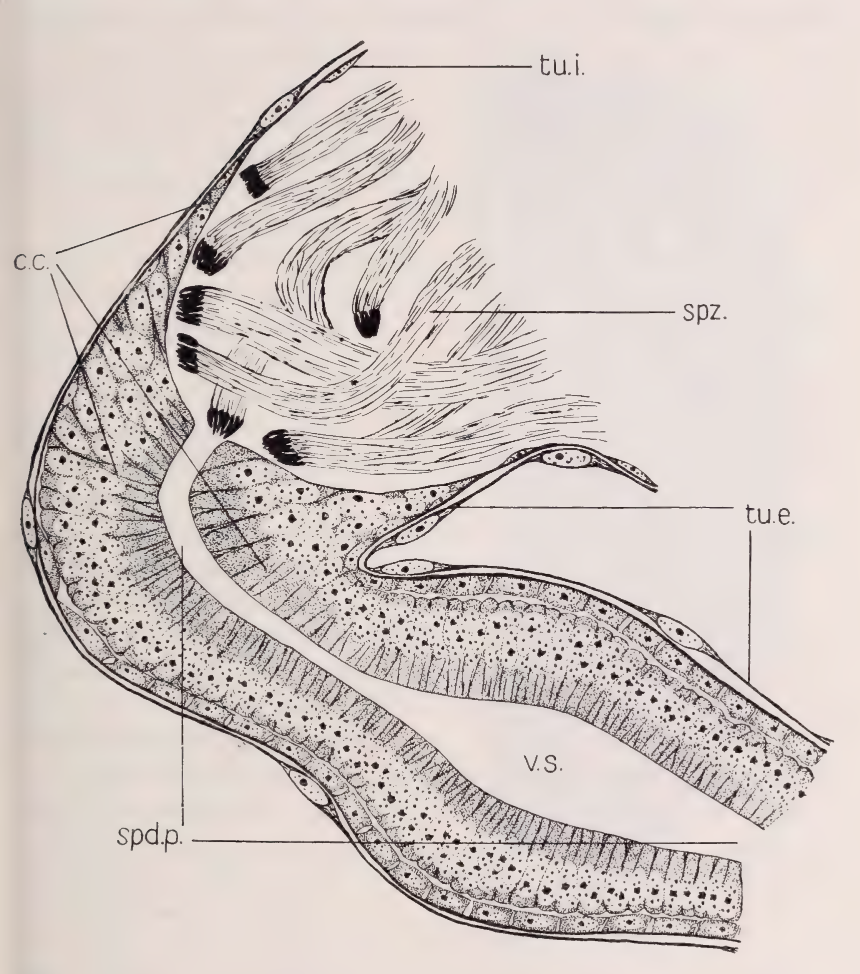


Fig. 14.

Extrémité postérieure d'un testicule en communication avec le spermiducte pair, chez une pupe normale âgée de 2 jours et demi. Coupe frontale. 1.000 ×.

c.c. = cellules des canaux; spd.p. = spermiducte pair; spz. = spermatozoïdes; tu.e. = tunique externe; tu.i. = tunique interne; v.s. = vésicule séminale.

b) *Ovaire.*

L'ovaire de la prépupe (fig. 15) est beaucoup plus grand que celui de la larve adulte. Il contient, pour la première fois, les ébauches des tubes ovariques. Ils sont encore très rudimentaires; leur existence n'est marquée que par les filaments terminaux.

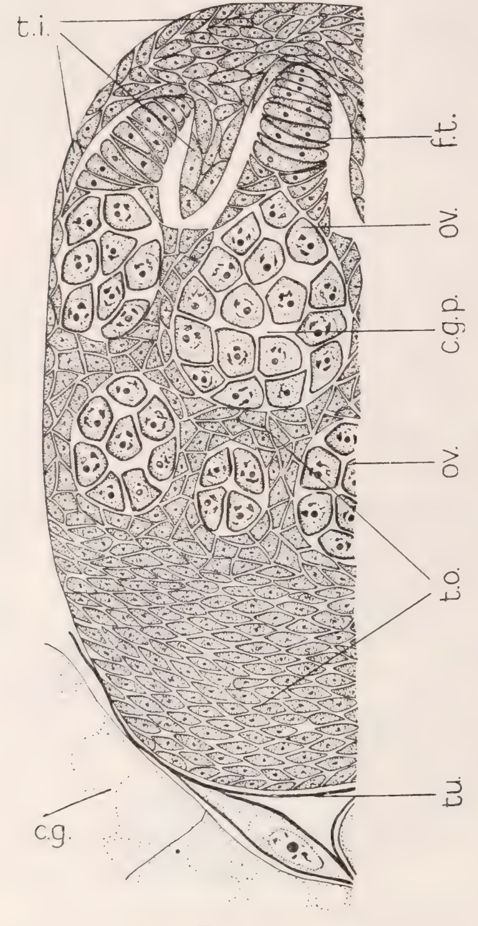


Fig. 15.

Coupe longitudinale partielle de l'ovaire d'une pupe normale âgée de moins de 12 heures. 1.000 ×.

c.g. = corps gras; c.g.p. = chambre germinative primordiale; f.t. = filament terminal; ov. = ovogonies; tu. = tunique; t.i. = tissu interstitiel (antérieur); t.o. = tissu des ovarioles (postérieur).

Mais voyons en détail l'organisation de l'ovaire prénymphal; cela me permettra, plus tard, de discuter le problème de la genèse des éléments de la gonade femelle.

La zone antérieure de la gonade larvaire est représentée maintenant par une calotte (t.i.). On peut la reconnaître à la forme et à la disposition de ses cellules. Mais on voit aussi que cette ébauche du tissu interstitiel a, par les colonnes cellulaires typiques de cette zone chez la larve, poussé des cloisons ou traînées cellulaires (t.i.) entre les filaments terminaux des tubes ovigères (f.t.). Ainsi les culs-de-sac délimités par ces cloisons, dans lesquels sont contenues les ébauches des ovarioles, correspondent aux légères concavités de la zone antérieure de l'ovaire de la larve adulte.

Tout le tissu remplissant le reste de la gonade appartient à la zone postérieure. Les filaments terminaux (f. t.) sont des piles de grandes cellules plates, basophiles; leurs noyaux sont clairs et ont un grand nucléole acidophile. Ces cellules sont progressivement plus petites au fur et à mesure qu'elles s'approchent de l'extrémité céphalique. Ces pointes aiguës des filaments terminaux sont en contact avec l'ébauche du tissu interstitiel, mais elles en restent parfaitement distinctes. Au contraire, il se trouve entre les filaments et les parois des culs-de-sac, un espace plus ou moins important.

Tout le reste de l'ovaire est rempli d'un parenchyme hétérogène, en apparence désordonné, mais en réalité régulièrement organisé en vue de la construction des tubes ovigères. On voit ainsi, derrière l'extrémité postérieure de chaque filament terminal, un groupe (c.g.p.) de nombreuses ovogonies (ov.), bien reconnaissables à leurs dimensions et à leurs noyaux pourvus de boules ou de fragments chromatiques et d'un nucléole acidophile. Ces groupes germinaux à peu près sphériques et plus larges que les filaments terminaux, sont entourés d'une assise de cellules petites irrégulièrement polyédriques; ces cellules se lient à la base des filaments terminaux où elles forment une sorte d'entonnoir renversé. Ces cellules sont tout à fait identiques à celles qui, dans l'ovaire de la larve adulte, forment, avec les cellules germinales, la zone postérieure. Les groupes germinaux ne sont séparés les uns des autres que par ces bandes de petites cellules.

Derrière ces groupes d'ovogonies, il y en a d'autres plus petits, entourés aussi des mêmes cellules mésodermiques. Ces dernières cellules, d'ailleurs, remplissent tout le pôle postérieur de l'ovaire où elles sont plutôt plates et orientées perpendiculairement au grand axe de la gonade.

La gonade est maintenant complètement couverte par les corps gras contenant de nombreuses gouttelettes d'albumine. L'enveloppe, mince de cellules adipeuses plates (tu.) est limitée au pôle caudal.

Au cours des dernières 12 heures du premier jour de nymphose (fig. 16), les ébauches des tubes ovariques se sont beaucoup développées, mais ceux-ci ne sont pas encore complets.

En effet, les groupes germinaux de la prépupe ne sont plus sphériques ni serrés les uns contre les autres; chacun d'eux (c.g.p.) est long et ventru: ils constituent l'ébauche de la chambre germinative initiale.

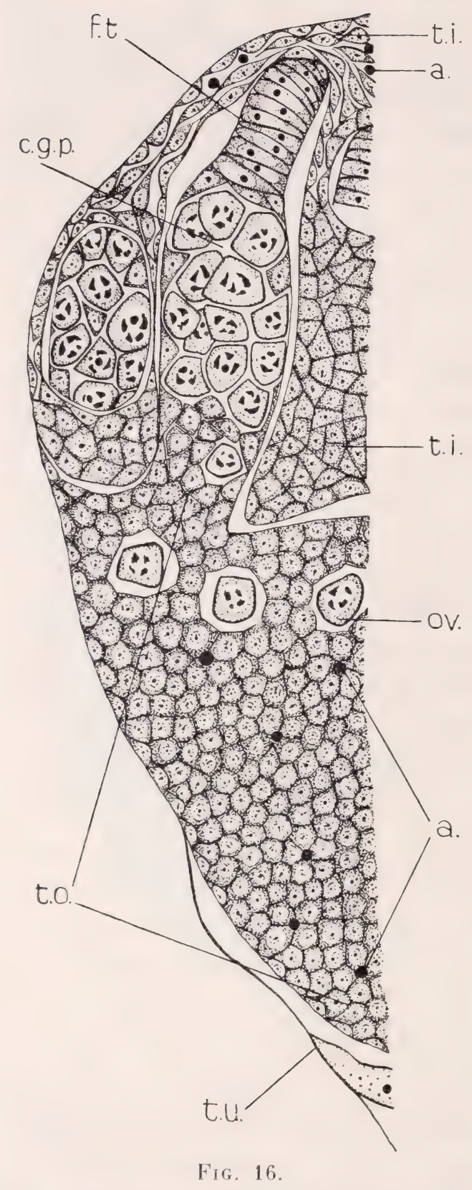


Fig. 16.

Coupe longitudinale partielle de l'ovaire d'une pupe normale âgée d'un jour. 1.000 ×.

a. = albumine; c.g.p. = chambre germinative primordiale; f.t. = filament terminal; ov. = ovogonies; tu. = tunique; t.i. = tissu interstitiel (antérieur); t.o. = tissu des ovarioles (postérieur).

Les ovarioles sont séparés les uns des autres par les lames de l'ébauche du tissu interstitiel (t.i.) qui s'étendent maintenant jusqu'à l'extrémité postérieure des chambres germinatives. Mais, entre ces lames et les contours des tubes ovigères, se trouve compris un espace étroit, prolongation du même espace qui, au stade antérieur, existait déjà entre les filaments terminaux et ces mêmes cloisons.

Je désignerai, dorénavant, ces proliférations de la zone antérieure, à cause de leur situation entre les gaines ovariques, par le nom de « tissu interstitiel » de l'ovaire. Ce tissu est très réduit près du pôle antérieur où il se présente plutôt sous la forme d'un réticule à mailles très serrées.

La partie postérieure des chambres germinatives est plus étroite et n'est formée que de petites cellules; celles-ci sont les mêmes qui se trouvent à la périphérie des chambres et qui constituent le tissu compact remplissant toute la moitié caudale de l'ovaire (t.o.).

Il n'y a aucune limite visible entre l'ébauche de l'ovariole et le parenchyme postérieur. Par contre, ce parenchyme est toujours bien séparé du tissu interstitiel par un espace mince.

Près des bases des tubes ovigères, on peut observer quelques ovogonies isolées (ov.) noyées dans le tissu postérieur. On peut y reconnaître avec certitude des éléments germinaux qui n'ont pas encore été incorporés dans les chambres germinatives.

J'ai constaté que l'ovaire, à ce stade du développement, contient, entre les cellules du tissu postérieur et entre celles du tissu interstitiel, quelques gouttelettes d'albu-

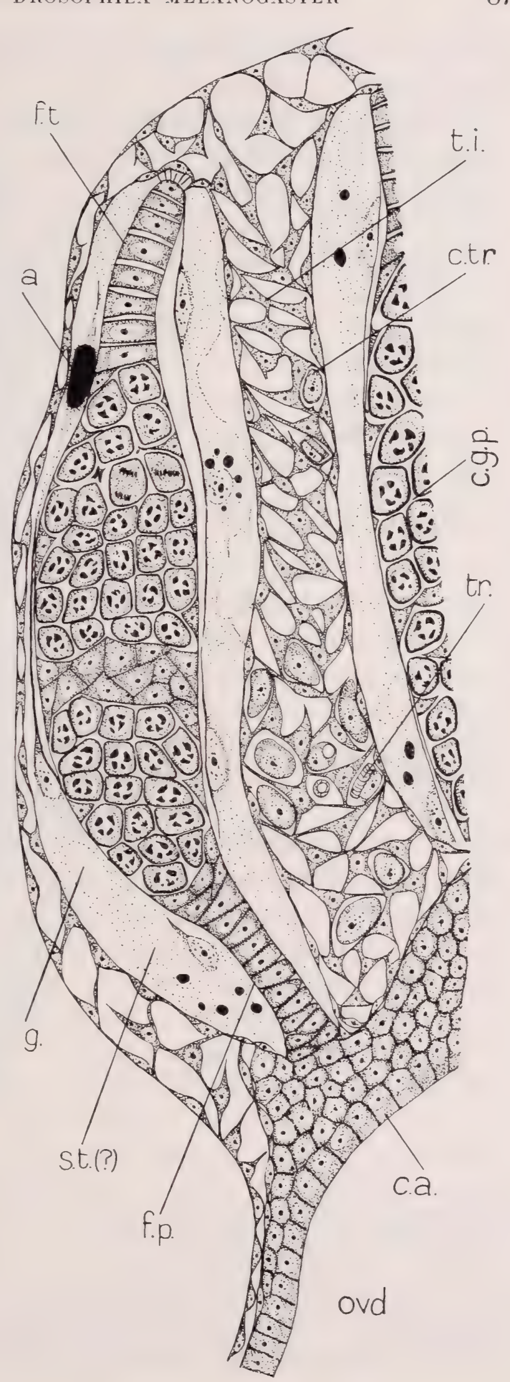


Fig. 17.

Coupe longitudinale partielle de l'ovaire d'une pupe normale âgée de 2 jours.

a. = albumine; ca. = calice; c.g.p. = chambre germinative primordiale; c.tr. = cellules mères des trachées; f.p. = filament postérieur; f.t. = filament terminal; g. = graisse; ovd. = oviducte; s.t. (?) = syncytium trophique (?); tr. = trachées; t.i. = tissu interstitiel.

mine (a.) identiques à celles qui se trouvent dans les cellules du corps gras.

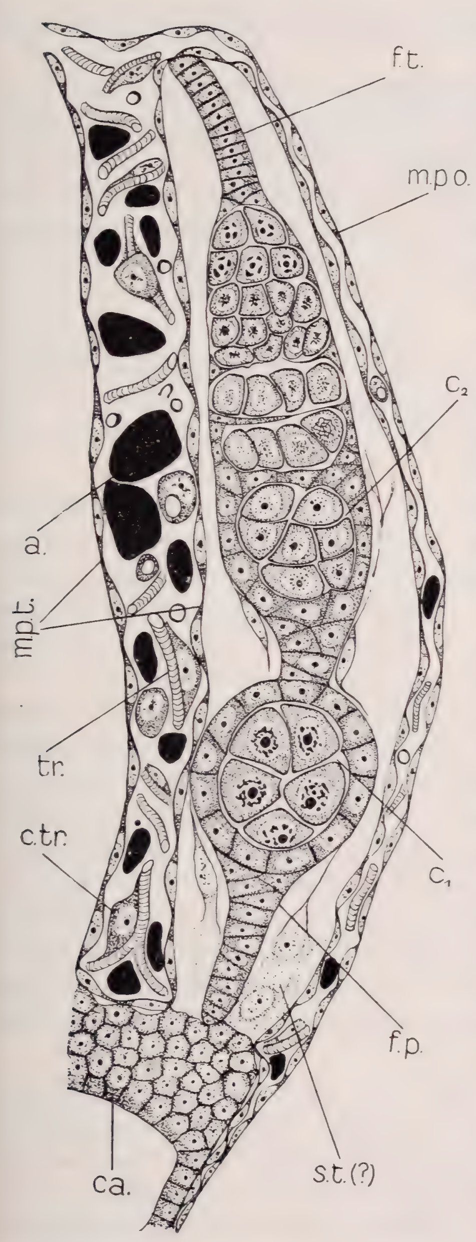
Au cours des 12 heures qui suivent, l'ovaire grandit beaucoup et les ovarioles, tout en accompagnant cette croissance, se différencient de plus en plus. Ainsi, au moment de la liaison de l'ovaire avec l'oviducte, ce qui s'effectue environ 36 heures après le début de la nymphose, l'ovaire a la structure suivante (fig. 17):

Les tubes ovigères ont déjà une chambre germinative primordiale (c.g.p.) complète. Cette chambre est continuée par un filament postérieur (f. p.) composé de cellules petites, irrégulières, et se terminant un peu plus largement dans le tissu postérieur. Ce tissu postérieur est maintenant réduit à quelques assises cellulaires qui sont destinées à former le calice (ca.).

Les lames de tissu interstitiel (t.i.) s'étendent jusqu'à l'ébauche du calice, mais elles en sont toujours bien distinctes. Tout le tissu interstitiel est un réticule à mailles assez larges au pôle antérieur, mais encore un peu serrées entre les ovarioles. Dans ces mailles il y a des gouttelettes et de grands corps de protéine (a.) semblables à ceux qui existent dans les corps gras. Il y a encore dans ces mailles quelques petites trachées (tr.) accompagnées de cellules très grandes (c.tr.) dont je suppose qu'il s'agit de leurs cellules mères (Geigy et Aboïm, 1944).

L'espace qui sépare les ovarioles du tissu interstitiel est maintenant très vaste. Cet espace apparaît, pour la première fois, rempli d'une masse éosinophile finement réticulée (s.t. ?) qui est très abondante surtout près des filaments terminaux et postérieurs. Dans cette masse il y a plusieurs noyaux grands et clairs. Chaque noyau est entouré d'une couche cytoplasmique mince et plus éosinophile que le reste de la masse considérée. Cette couche cytoplasmique envoie des prolongements longs et minces qui s'anastomosent avec ceux des cellules semblables qui existent sur tout le contour de l'avoariole. Dans ce syncytium il y a des gouttes d'albumine de toutes grandeurs ; on y trouve également des espaces optiquement vides, ce qui fait penser à des gouttes lipoïdiques (g.). Ce syncytium se présente sous une forme continue tout le long et tout autour de chaque tube ovarique.

La suite du développement est marquée par une croissance constante de la gonade. Les trachées se font toujours plus nombreuses dans le tissu interstitiel, ainsi que les grandes gouttes



d'albumine. En conséquence, les mailles du tissu interstitiel sont progressivement plus vastes, et ses petites cellules deviennent rares.

Les cellules périphériques de la partie postérieure des chambres germinatives, grandissent considérablement et se disposent en une couche épithéliale régulière. Ainsi, environ deux jours et demi après le début de la nymphose, une grande partie des ovarioles présentent dans leur partie postérieure un petit groupe de grandes cellules germinales complètement entourées d'une assise épithéliale : c'est l'ébauche du premier cyste germinatif, avec son épithélium folliculaire, qui n'est pas encore séparée de la chambre germinative primordiale.

Les filaments terminaux deviennent plus minces, plus longs et moins coniques, tandis que les filaments postérieurs deviennent plus courts ; ceux-ci sont tou-

FIG. 18.

Coupe longitudinale partielle de l'ovaire d'une pupe normale âgée de 3 jours.

a. = albumine ; ca. = calice ; $C_{1,2}$ = 1er et 2e cystes germinatifs ; c.tr. = cellules mères des trachées ; f.p. = filament postérieur ; f. t. = filament terminal ; m.p.o. = membrane péritonéale de l'ovaire ; m.p.t. = id. des tubes ovariques ; s.t. (?) = syncytium trophique (?) ; tr. = trachées.

jours en contact avec le tissu de l'ébauche du calice qui est de plus en plus réduit.

En même temps, le syncytium placé entre l'ovariole et le tissu interstitiel se réduit peu à peu. Il se transforme en une membrane mince à grands noyaux très écartés, qui s'applique contre l'ovariole. En tout cas, la masse réticulée de ce syncytium est encore assez abondante près des filaments, surtout du filament postérieur. C'est là qu'il y a encore quelques inclusions protéiques devenues moins fréquentes.

Dans l'ovaire d'une pupe de trois jours (fig. 18), une grande partie des ovarioles présente déjà une première chambre ovulaire (c_1) bien séparée de la chambre germinative primordiale par un pédoncule de cellules aplaties. En même temps, le 2^e cyste (c_2) est déjà ébauché.

Le syncytium (s.t.) est de plus en plus réduit à une membrane qui semble ne pas être continue; elle n'est reconnaissable presque uniquement que par ses rares noyaux grands et plats, placés contre l'ovariole et visibles surtout dans la région du pédoncule. Cependant, autour du filament postérieur, ce syncytium garde un peu l'aspect initial, mais il ne contient plus d'inclusions.

Du tissu interstitiel, il ne reste que deux membranes minces identiques: l'une est formée par les cellules de la surface externe de la zone antérieure initiale; elle a grandi jusqu'à l'oviducte et représente la « membrane péritonéale de l'ovaire » (m.p.o.). L'autre est formée par les cellules de la face interne des culs-de-sac où se sont logées les ébauches des ovarioles ; elle entoure maintenant les tubes ovigères, comme les doigts d'un gant entourent les doigts de la main, et constituent leur « membrane péritonéale » (m.p.t.). Les cellules de ces membranes sont aplaties et très longues; en conséquence, leurs noyaux sont très écartés les uns des autres.

Tout l'espace compris entre les membranes péritonéales est alors rempli de nombreuses trachées (tr.) accompagnées des grandes cellules mères (c.tr.); les intervalles entre les trachées enferment de grandes gouttes d'albumine. En conclusion, le tissu interstitiel de la prépupe se trouve donc maintenant représenté par les enveloppes de l'ovaire et des ovarioles, et par les trachées.

Dans l'ovaire de la pupe âgée de quatre jours, le 2^e cyste a déjà, dans plusieurs tubes ovariques, un pédoncule qui le sépare de la

chambre germinative primordiale. A la base de celle-ci se trouve l'ébauche du 3e cyste.

Le syncytium n'est plus représenté que par quelques rares grands noyaux toujours situés près des pédoncules.

Quelquefois le filament postérieur (f.p.), maintenant très court, est attaché au calice (ca.) au moyen d'un faisceau de cellules très minces et allongées (fig. 36); ces cellules ont de grands noyaux semblables à ceux du syncytium. Les ovarioles sont de plus en plus épais; l'espace qui les sépare de la membrane péritonéale est, donc, de plus en plus réduit. Il n'y a plus aucune inclusion d'albumine dans l'emplacement du tissu interstitiel; seules les trachées en occupent la plus grande partie.

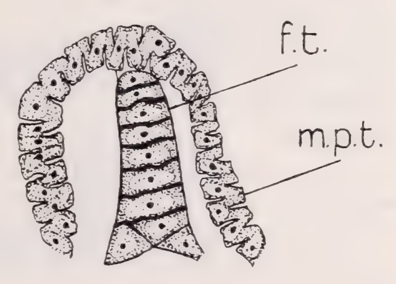


Fig. 19.

Coupe longitudinale à travers l'extrémité antérieure d'un ovariole en contraction, d'une pupe âgée de 4 jours.

f.t. = filament terminal; m.p.t. = membrane péritonéale des tubes ovigères.

Les rapports entre la membrane péritonéale des tubes ovigères et l'extrémité des filaments terminaux se manifestent sous deux aspects:

Parfois (fig. 36) c'est un faisceau de longues cellules semblables à celles de la membrane péritonéale, qui fait la communication entre cette membrane et l'extrémité du filament terminal. D'autres fois (fig. 19), on ne voit pas ces cellules. La membrane péritonéale est directement en contact avec l'extrémité du filament terminal. Cette membrane est alors tout à fait plissée le long du filament. J'ai constaté l'existence de ces deux cas, côte à côte, dans le même ovaire.

Geigy (1931) a remarqué, au cours des autopsies, que les pointes des ovaires imaginaux sont contractiles. J'ai observé aussi le même phénomène. Il se peut que cette capacité de contraction appartienne au faisceau de cellules longues que j'ai signalé. Dans ce cas, la première image décrite serait celle d'un ovariole en repos, tandis que la seconde représenterait un autre ovariole en contraction.

IV. GONADES AGAMÉTIQUES

1. Agamétie unilatérale et agamétie bilatérale.

Ainsi que Geigy (1931) l'a constaté, selon l'état de développement de l'œuf au moment de l'exposition de son pôle postérieur à la lumière ultra-violette, on peut obtenir l'agamétie soit des deux gonades de chaque sujet, soit d'une seule. Geigy dit que l'irradiation au stade blastème germinal, c'est-à-dire avant la formation des cellules polaires, produit toujours une agamétie bilatérale. Par contre, l'irradiation au stade blastoderme, quand les cellules polaires sont déjà formées, entraîne toujours une agamétie unilatérale.

Or, d'après mes expériences, je peux dire que si la première proposition est tout à fait juste, la deuxième ne l'est qu'en partie.

J'ai irradié des œufs qui venaient de compléter leur blastoderme (environ 2 h. $^{1}/_{4}$ après la ponte), ce qui a été contrôlé soit par la fixation immédiate de quelques œufs irradiés, soit par l'examen « in vivo » de quelques témoins. Les embryons résultant portaient toujours une agamétie bilatérale.

Il m'a fallu irradier des œufs qui avaient un blastoderme assez avancé, après le début du mouvement des cellules polaires vers la face dorsale de l'embryon (entre 2 h. $^{3}/_{4}$ et 3 h. $^{1}/_{2}$ après la ponte) pour obtenir de l'agamétie unilatérale.

L'étude histologique des embryons irradiés au stade de blastoderme m'a révélé les faits suivants:

Les œufs irradiés à l'âge de 2 h. $^{1}/_{4}$ jusqu'à 2 h. $^{1}/_{2}$ après la ponte et fixés un quart d'heure après l'irradiation, n'ont encore aucun signe de déplacement des cellules polaires. Celles-ci sont bien individualisées, mais, chez la plus grande partie des embryons, leurs noyaux sont pycnotiques. Ceci est le premier effet de l'action des rayons ultra-violets; il se produit également quand l'irradiation est faite au stade de blastème germinal.

Il n'y a aucun doute que ces embryons présenteraient plus tard les deux gonades dépourvues de cellules polaires. J'ai d'ailleurs vérifié ce fait en étudiant des embryons irradiés dans les mêmes conditions et fixés quand les ébauches des gonades devaient être déjà formées.

Toutefois, chez quelques-uns de ces embryons, une fraction seulement de leurs cellules polaires — fraction variable selon les cas — a été lésée; il y a même des cas où aucune de ces cellules n'a été atteinte par les rayons. Ceux de ces embryons qui ont été fixés au moment du passage des cellules polaires vers le mésoderme, contiennent, à côté des débris des initiales sexuelles touchées par les rayons, des éléments polaires tout à fait normaux situés dans le vitellus et dans le mésoderme des deux côtés. Ces

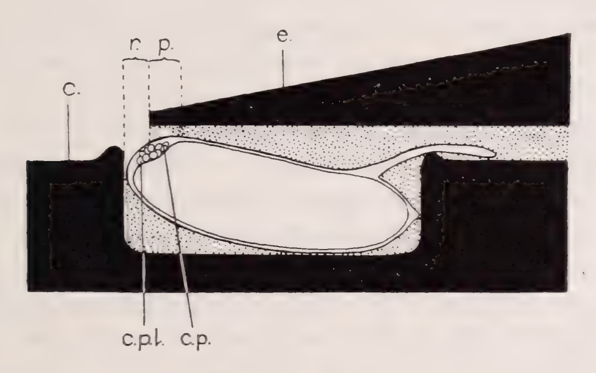


Fig. 20.

Coupe sagittale schématique à travers un œuf placé dans une cavité d'irradiation (c.) et protégé partiellement par l'écran (e.); l'embryon se trouve au début de l'inclusion des cellules polaires dans l'ébauche du proctodéum (stade blastoderme avancé). Pendant l'irradiation seules les cellules polaires découvertes (c.p.l.) peuvent être pleinement touchées par les rayons directs (r.); celles (c.p.) qui sont sous l'écran ne reçoivent que quelques rayons obliques formant la pénombre (p.) et ne seront pas tuées.
(Adaptée de Geigy.)

embryons donneraient des imagos avec les deux gonades fertiles mais plus ou moins réduites.

Mais ces derniers résultats sont aussi obtenus après irradiation des œufs au stade de blastème germinal. La destruction partielle des initiales sexuelles n'entraîne pas forcément la production d'une agamétie unilatérale: des sujets fertiles aux deux testicules ou aux deux ovaires variablement réduits, déjà observés par Geigy, peuvent en résulter.

Dans les deux cas mentionnés, l'exposition partielle de la région polaire provoque la destruction, partielle aussi, des cellules polaires.

Tous les embryons irradiés après trois heures de développement, et fixés également au cours de la répartition des initiales sexuelles

sur les deux bandes mésodermiques, ont aussi quelques cellules polaires non lésées, mais celles-ci se trouvent situées dans une seule bande mésodermique, celle de droite ou celle de gauche. Il semble bien que des embryons donneraient alors des imagos identiques à ceux qui, pourvus d'une seule gonade fertile, ont été obtenus aussi bien par Geigy que par moi-même.

Je pense donc pouvoir expliquer la destruction partielle des cellules polaires, aboutissant à une agamétie unilatérale, de la manière suivante:

Pendant l'exposition aux rayons ultra-violets, l'écran a toujours été réglé de manière à ce que, autant que possible, seule la région polaire reste découverte. Puisque au moment de l'exposition quelques cellules polaires ont déjà dépassé, dorsalement, la zone où elles ont pris naissance, celles-ci se trouvent sous l'écran, donc protégées contre les rayons (fig. 20); elles restent normales (c.p.), tandis que toutes les autres sont tuées (c.p.l.). Il est facile de concevoir que, plus le déplacement des cellules polaires est avancé, plus grand est le nombre de celles qui échappent à l'action mortelle des rayons et, par suite, plus grand sera le nombre de cellules polaires qui constitueront la seule gonade.

Cette explication doit être aussi valable dans les observations de Geigy, ce qui fait que la discordance entre mes résultats et ceux de cet auteur, discordance signalée au début de ce chapitre, n'est qu'apparente. En fait, il s'agit seulement d'une différence technique. J'ai employé toujours des œufs d'âge connu à un quart d'heure près, et je n'en ai irradié à la fois qu'une douzaine. Ceci signifie que, étant donné la petite erreur d'âge et le petit délai de temps nécessaire à la mise en place des œufs (4 minutes au maximum), j'ai pu choisir le moment de l'irradiation avec toute la précision désirable. Geigy utilisait des œufs dont l'âge était un peu moins précis (environ à une demi-heure près), et irradiait un nombre d'œufs tel qu'il fallait environ 20 minutes pour les disposer dans les cavités d'irradiation. Il commençait à recueillir les œufs et à les mettre en place pour les irradier seulement 2 h. $^1/_4$ à 2 h. $^1/_2$ après la ponte, à l'âge, donc, où le blastoderme vient d'être complété.

Si l'on tient compte, maintenant, à la fois du fait que Geigy devait employer 20 minutes pour réaliser l'opération précédente, et d'autre part d'une plus grande amplitude de l'erreur dans la détermination de l'âge, on arrive à la conclusion que les œufs

irradiés par cet auteur avaient, au moins, 3 heures de développement au moment de leur exposition.

Cette explication met tout à fait d'accord les observations de Geigy et les nôtres. Par suite de la technique employée, cet auteur n'a pu établir la nécessité, pour obtenir une agamétie unilatérale, d'une irradiation des œufs au stade blastoderme avancé, quand les cellules polaires commencent à être déplacées dorsalement.

Tout cela rend compte de manière satisfaisante de l'existence de cellules polaires normales après une irradiation dans les conditions considérées. Il reste cependant à expliquer pourquoi ces mêmes cellules polaires se placent dans le mésoderme d'un seul côté.

A ce sujet, Geigy a émis l'hypothèse suivante: les cellules polaires non tuées auraient subi, en tout cas, une certaine action des rayons ultra-violets sous forme d'une augmentation de leur viscosité cytoplasmique. Cette augmentation de viscosité entraînerait un accollement de toutes les cellules polaires non lésées; celles-ci se dirigeraient en groupe vers le fond de la cavité proctodéale. Elles seraient alors obligées de traverser en bloc cette cavité, et ne pourraient gagner le mésoderme que d'un seul côté où elles formeraient la gonade fertile.

Mais, ce sont des doses relativement faibles d'ultra-violets qui modifient la viscosité cytoplasmique (Ruppert, 1924), c'est pourquoi je suppose que ce ne sont pas les rayons directs, mais ceux qui produisent la pénombre (fig. 20, p.) atteignant la zone où se trouvent les cellules polaires déjà déplacées, qui provoquent l'accolement de ces cellules.

Ainsi modifiée, l'hypothèse de Geigy complète très bien mon explication de la viabilité partielle des cellules polaires des embryons irradiés au stade blastoderme avancé.

Ces deux explications rendent parfaitement compte de tous les cas d'agamétie unilatérale constatés par Geigy et que j'ai confirmés, dont les types extrêmes sont: d'un côté, une gonade fertile très réduite parce que très peu de cellules polaires se trouvaient encore dans la pénombre au moment de l'irradiation; de l'autre côté, une gonade hypertrophiée parce qu'un nombre de cellules polaires plus grand que celui qui lui est destiné normalement avait déjà passé dans la zone de pénombre.

Cependant, une question se pose encore: les images histolo-

giques de la marche des cellules polaires après irradiation dans les conditions exposées soutiennent-elles l'hypothèse de l'accollement de Geigy ?

Dans la presque totalité des cas, j'ai pu constater que les cellules polaires non lésées étaient toujours bien séparées, soit dans l'invagination proctodéale, soit dans le vitellus, ou encore dans une des bandes mésodermiques. Je n'ai trouvé qu'un seul cas dans lequel les cellules polaires semblent former un bloc. Il s'agissait d'un embryon fixé 6 h. 1/4 après la ponte, c'est-à-dire au moment où commençait le passage des cellules polaires à travers le fond du proctodéum. Les cellules polaires normales relativement nombreuses, occupaient encore le fond de la cavité proctodéale, mais elles étaient entassées, comme accolées, en un seul bloc (fig. 21).

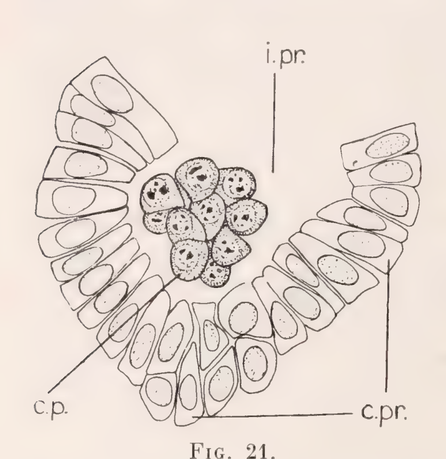


Fig. 21.

Cavité proctodéale d'un embryon âgé de 6 heures et irradié au stade représenté par la figure 20. Coupe sagittale demi-schématique. 860 ×.

c.p. = cellules polaires en bloc; c.pr. = cellules du proctodéum; i.pr. = invagination proctodéale.

Je n'ai donc pas assez de faits qui permettent de démontrer l'hypothèse de Geigy; mais ceux qui peuvent l'infirmer ne me semblent pas suffisamment nombreux non plus.

Il faudrait, en effet, avant de pouvoir donner une explication satisfaisante, reprendre ce problème dans une série de recherches spécialement destinées à ce but.

Je dois maintenant faire remarquer que, pour provoquer l'agamétie unilatérale, il faut irradier les embryons dans un stade blastoderme avancé, il est vrai, mais seulement lorsque les cellules polaires viennent se loger dans le petit enfoncement postérieur qui est l'ébauche de la future cavité proctodéale. L'impossibilité d'atteindre les cellules polaires quand les embryons sont âgés de plus de trois heures et demie au moment de l'irradiation — fait que j'ai constaté — justifie cette restriction. Ceci est d'ailleurs bien compréhensible car, à cet âge, les cellules polaires, toutes ou en

partie, ont déjà dépassé la zone de pénombre et elles ne sont donc même pas atteintes dans leur viscosité: il y a alors formation de deux gonades fertiles.

La formation de l'ébauche de la gonade agamétique et son évolution au cours de la métamorphose ont tout à fait les mêmes caractéristiques qu'il s'agisse d'une agamétie unilatérale ou d'une agamétie bilatérale. J'ai cependant pratiqué à côté de l'agamétie bilatérale, l'agamétie unilatérale, parce que par suite de la présence dans le même individu d'une gonade fertile et d'une gonade agamétique, je me trouvais en mesure soit d'identifier la gonade anormale, soit de diagnostiquer celle-ci comme un ovaire ou comme un testicule. Ainsi je suis parvenu à déterminer à coup sûr tous les caractères des gonades dépourvues d'éléments sexuels au cours de l'ontogénèse et au cours de la métamorphose. Ceci m'a donné la possibilité de reconnaître immédiatement, chez les sujets bilatéralement agamétiques, les gonades embryonnaires, les ovaires et les testicules des larves et des pupes.

D'ailleurs, les gonades normales des sujets unilatéralement agamétiques, constituent les témoins les plus valables pour la comparaison de la marche de l'évolution des deux types de glandes génitales, glandes normales et glandes sans cellules sexuelles.

2. Développement embryonnaire.

Geigy (1931) a déjà bien montré l'aspect des cellules polaires de l'œuf irradié au moment où celui-ci vient d'achever son blastoderme: leurs noyaux pycnotiques sont la première manifestation de l'action des rayons ultra-violets. J'ai vérifié également ces faits, mais je ne m'occuperai, par la suite, que de leurs conséquences.

Chez les embryons irradiés (fig. 22), les cellules polaires lésées (c.p.l.) par les rayons se logent aussi dans l'ébauche de la cavité proctodéale (i.pr.) qui a un aspect entièrement normal. Elles seront entraînées par le déplacement de cette ébauche, comme celles des embryons normaux.

Ces cellules polaires commencent à présenter des signes de désagrégation: on remarque, à côté de cellules polaires lésées, qui ont toujours leur grandeur et leur forme typiques, certains débris cytoplasmiques; ces débris sont de plus en plus nombreux au fur et à mesure que l'invagination proctodéale s'approche de sa posi-

tion la plus antérieure. On constate alors quelques noyaux pycnotiques libérés du cytoplasme.

Ainsi quand le proctodéum atteint son emplacement antéro-dorsal extrême, en même temps que la cavité proctodéale commence à pousser dans le vitellus vers l'arrière, c'est-à-dire cinq heures

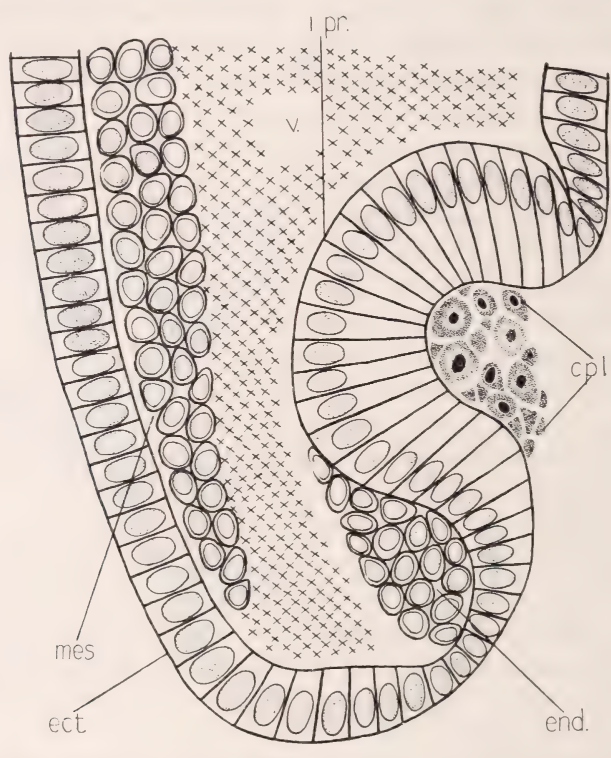


Fig. 22.

Tiers postérieur d'un embryon âgé de 4 heures, irradié au stade blastème germinal. Coupe sagittale demi-schématique. 650 ×.

c.p.l. = cellules polaires lésées; ect. = ectoderme; end. = ébauche postérieure de l'endoderme; i.pr. = invagination proctodéale; mes. = ébauche ventrale du mésoderme; v. = vitellus.

environ après la ponte, on voit, en général, toute cette cavité remplie (fig. 23), depuis l'ouverture jusqu'au fond, de débris cytoplasmiques sphériques et de noyaux pycnotiques sans cytoplasme; les associations noyau-cytoplasme qui rappellent encore un peu l'aspect initial des cellules polaires irradiées, sont moins fréquentes.

Il y a, cependant, certains cas où l'invagination proctodéale est tout à fait dépourvue de ces vestiges de cellules polaires. Ils n'ont cependant pas disparu: on peut les retrouver soit formant une sorte de bouchon dans l'ouverture proctodéale, soit disséminés dorsalement entre le chorion et l'ectoderme. Pour des raisons qui

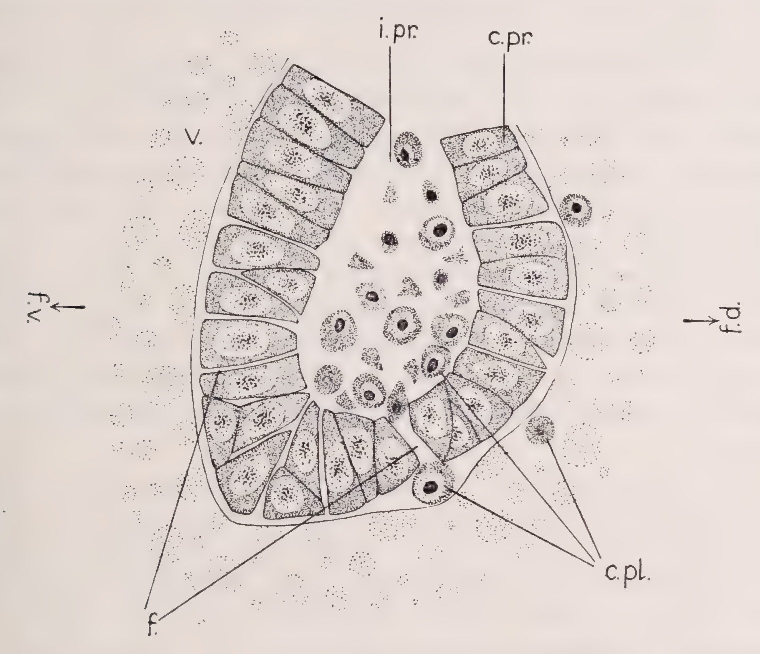


Fig. 23.

Cavité proctodéale d'un embryon âgé de 6 heures et demie, irradié au stade blastème germinal. Coupe sagittale. 1.000 ×.

c.p.l. = cellules polaires lésées; c.pr. = cellules du proctodéum; f. = fentes entre les cellules du proctodéum; f.d. = face dorsale; f.v. = face ventrale; i.pr. = invagination proctodéale; v. = vitellus.

m'échappent, ils n'ont pas pu être entraînés par le mouvement de l'invagination proctodéale.

Après ce stade de développement, et au moment où, chez les embryons normaux, les cellules polaires commencent à traverser le fond du proctodéum, les débris ci-dessus décrits, qui arrivent au fond de l'invagination proctodéale, peuvent avoir les destinées suivantes:

Dans un cas, les restes des cellules polaires lésées restent dans la cavité proctodéale pendant toute l'évolution de celle-ci. On les y

voit encore quand cette cavité se continue déjà par l'intestin moyen, et même après la poussée des ébauches des tubes de Malpighi. Peut-être sont-ils résorbés sur place, peut-être passent-ils dans l'intestin moyen et, se mélangeant au vitellus qui remplit cette partie intestinale, sont-ils résorbés avec lui ? Quoi qu'il en soit, après onze heures environ de développement, je n'ai plus constaté leur présence.

Dans l'autre cas, les cellules polaires lésées peuvent avoir exactement le même sort que les cellules polaires des embryons non irradiés. J'ai vérifié, en fait, très souvent (fig. 23), que certains restes de cellules polaires lésées (c.p.l.) passent par les fentes entre les cellules du proctodéum. Quelques-uns sont même déjà dans le vitellus; ils sont en train de gagner le mésoderme. Il est aussi possible, parfois, de retrouver çà et là plusieurs de ces débris déjà noyés dans les deux bandes mésodermiques latéro-dorsales. Dans ce cas, après neuf heures de développement, c'est-à-dire quand normalement les cellules polaires sont déjà toutes placées dans le mésoderme, on ne voit plus de débris de cellules lésées dans l'intestin.

Il va sans dire que, entre ces deux cas extrêmes de rétention totale des débris cellulaires dans l'intestin, ou de migration, totale aussi, vers le mésoderme, il y a toute une série de cas intermédiaires où le rapport entre les éléments restés dans l'invagination proctodéale et ceux passés dans le mésoderme est très variable. Il résulte des nombreuses observations que j'ai pu faire, qu'aucun de ces cas ne dépasse les autres en fréquence.

Au cours de la période comprise entre le début du déplacement de l'ouverture proctodéale vers le pôle postérieur, et la formation des ébauches des gonades chez les embryons normaux, donc entre la 10^{e} et la 13^{e} heure du développement, j'ai vu les deux bandes mésodermiques ou bien tout à fait dépourvues de cellules polaires normales ou lésées, ou bien pourvues d'un nombre variable de débris de celles-ci. Mais je n'ai jamais trouvé aucune image rappelant un rassemblement progressif des débris des cellules lésées, semblable à ce qu'on peut observer dans les embryons normaux du même âge. Et cependant l'analogie constatée, en général, des comportements des cellules polaires touchées par les rayons ultra-violets et des cellules polaires normales, permettait de s'attendre à ce rassemblement. Il n'est pas exclu, en tout cas, que

cela ait lieu, la structure de certaines gonades agamétiques embryonnaires portant à le croire, ainsi que cela sera indiqué plus loin. Il est possible que cette lacune soit due seulement à la difficulté de distinguer tous les débris de cellules polaires entre les cellules mésodermiques; il ne faut pas oublier qu'à ce moment-là ces débris sont extrêmement petits, et que pour ainsi dire aucun ne présente une véritable structure cellulaire. Il est également possible que le nombre de cas observés n'ait pas été suffisant.

Vers la 14e heure de développement j'ai trouvé, pour la première fois au cours de la période embryonnaire écoulée, au niveau du 10e segment, une différenciation particulière de la région dorsale du mésoderme des deux côtés. Ces nouvelles formations mésodermiques sont toujours présentes, depuis cet âge, dans tous les embryons irradiés qui n'ont pas les gonades typiques des embryons normaux. Mais si quelques-uns de ces embryons sont pourvus d'un côté d'une gonade normale, l'autre côté seulement présente une des formations citées.

J'ai étudié histologiquement un grand nombre de ces embryons qui ont été fixés avec des différences d'âge égales ou inférieures à 2 heures. Ainsi, j'ai pu m'assurer de la présence constante de ces zones mésodermiques différenciées, toutes les fois que les gonades typiques manquent. J'ai constaté aussi la constance de leur structure jusqu'à l'éclosion de la larve, structure que je vais décrire (fig. 24).

Ces formations sont représentées par un parenchyme tellement compact que, pour la plus grande partie des cas, il est très difficile de trouver les limites des cellules. Ce parenchyme est limité par une enveloppe mince (tu.) de cellules dont les noyaux aplatis sont presque seuls visibles. C'est cette tunique qui confère à ces masses mésodermiques leur individualité. Mais cette individualité n'est pas acquise d'emblée. L'enveloppe commence à se former sur la face interne du mésoderme. Au fur et à mesure que les myoblastes se différencient, l'enveloppe se forme aussi du côté de ceux-ci. Un peu plus tard, elle finit par contourner les pôles des formations considérées qui, par suite, se trouvent tout à fait individualisées. Elles sont alors tantôt sphériques, tantôt ellipsoïdales et sont attachées, par leurs pôles céphalique et caudal, aux deux portions correspondantes des bandes mésodermiques. L'enveloppe de cellules aplaties se continue sur la surface des deux portions de ces bandes.

Ce parenchyme est de dimensions très réduites: il est à peine plus large que la bande mésodermique dont il semble n'être qu'un petit renflement; on ne le voit que sur 2 ou 3 coupes à 5 μ. Et si l'on considère que ses cellules ont la même grandeur et la même structure que les cellules des bandes mésodermiques, on comprendra qu'il faille une observation assez minutieuse pour reconnaître ces formations. Souvent elles sont un peu plus claires que le mésoderme environnant, et c'est là encore un moyen de les identifier.

Les cellules (c.mes.) sont petites et irrégulièrement arrondies; une couche cytoplasmique mince et un peu basophile entoure le noyau. Celui-ci est sphérique ou ellipsoïdal, clair, à chromatine finement granuleuse qui a, parfois, l'aspect d'un réticule; il contient encore un nucléole très irrégulier et basophile.

Voyons maintenant comment l'on peut interpréter la présence de ces formations mésodermiques chez des embryons dont le plasma polaire a été exposé aux rayons ultra-violets.

La comparaison de l'origine, de la situation et de la structure mésodermique de ces corps avec les ébauches des gonades que j'ai décrites chez les embryons normaux, m'a porté à la conclusion qu'il ne s'agit là que d'ébauches de gonades dans lesquelles les cellules polaires manquent, c'est-à-dire gonades agamétiques.

Cette interprétation s'appuie sur les faits suivants:

1º Les formations considérées n'existent des deux côtés de l'embryon que quand les deux gonades typiques manquent = *agamétie bilatérale;*

2º Quand une seule gonade typique existe, une seule de ces formations, aussi, se trouve de l'autre côté = *agamétie unilatérale;*

3º Leur situation latéro-dorsale, au niveau du 10e segment, dans les deux bandes mésodermiques, est tout à fait celle des gonades embryonnaires typiques;

4º Leur individualisation progressive, à partir de la 13e heure de développement, par une enveloppe de cellules aplaties (qui se forme d'abord du côté de la cavité du corps, ensuite — quand les myoblastes se différencient — du côté de l'hypoderme, et finalement autour des pôles), ainsi que l'aspect des cellules de cette enveloppe (qui se prolonge aussi à la surface des deux portions de chaque bande mésodermique), sont autant d'analogies avec l'individualisation de l'ébauche de la gonade normale;

5º Leurs cellules, par la grandeur, la taille, et tous les caractères du cytoplasme et du noyau cités tout à l'heure, sont également identiques aux petites cellules que j'ai toujours trouvées parmi les cellules polaires et à la périphérie de la gonade embryonnaire normale. (Voir fig. 6).

Ces corps mésodermiques sont, en vérité, plus petits que n'importe quelle gonade embryonnaire typique, mais ce fait est dû précisément à l'absence des plus grands éléments de celle-ci, à savoir les cellules polaires. D'ailleurs, de l'agamétie complète qui vient d'être décrite, jusqu'à la gonade normale, j'ai obtenu, dans les

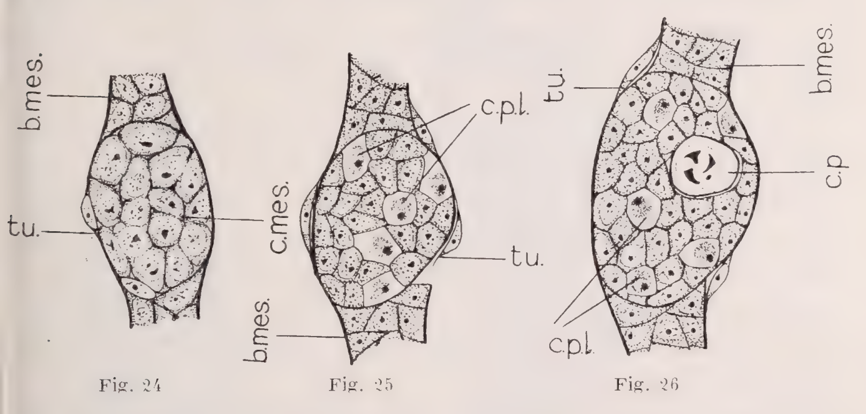


Fig. 24. — Coupe longitudinale d'une gonade agamétique d'un embryon âgé de 14 heures. 1.200 ×.

Fig. 25. — Id. d'un embryon âgé de 18 heures. 1.200 ×.

Fig. 26. — Coupe longitudinale d'une gonade partiellement agamétique d'un embryon âgé de 18 heures. 1.200 ×.

b.mes. = bande mésodermique; c.mes. = cellules mésodermiques; c.p. = cellule polaire normale; c.p.l. = cellules polaires lésées; tu. = tunique.

embryons irradiés, toute une série de gonades contenant des nombres très variés de cellules polaires: des gonades avec une seule cellule polaire (fig. 26), ou bien avec 2, 3, 4 etc., nombres variables aussi dans les deux gonades du même individu. J'ai alors vérifié que la grandeur de ces gonades est d'autant plus proche de celle de la gonade normale, que le nombre de leurs cellules polaires est plus grand.

Mais ces formations purement mésodermiques ne se montrent pas toujours avec la simplicité décrite, et les faits que j'ai observés

à ce sujet sont, eux aussi, des preuves de l'exactitude de mon interprétation.

En effet, dans un assez grand nombre de cas (fig. 25), j'ai pu constater la présence, parmi les cellules mésodermiques des corps en question, de débris cellulaires (c.p.l.) semblables à ceux dont j'ai suivi, dans les stades précédents, la marche vers le mésoderme; on peut même trouver quelques cellules fort lésées dont l'aspect est celui d'une cellule polaire. Quand les rayons ultra-violets n'ont pas atteint toutes les cellules polaires, on voit aussi (fig. 26), à côté de ces débris, une ou plusieurs cellules polaires normales (c.p.).

Si les débris cellulaires sont très nombreux, même quand il n'y a aucune cellule polaire normale, les dimensions de la gonade agamétique sont remarquablement plus grandes que quand ils n'y sont pas.

Ces débris cellulaires dont je viens de mentionner la présence dans les formations mésodermiques en question sont certainement les restes des cellules polaires lésées. C'est ce fait précisément qui m'a conduit à affirmer plus haut que, malgré l'absence d'images démonstratives, les cellules polaires détruites arrivant dans le mésoderme sont rassemblées comme les cellules polaires normales.

Je suis donc en mesure d'affirmer que les corps considérés jusqu'à présent, sont bien la partie de chaque bande mésodermique destinée, dans les cas normaux, à recevoir et à englober les cellules polaires pour former la gonade typique. Ils représentent, sans aucun doute, des gonades dépourvues des futures cellules germinales.

En résumé:

Après irradiation du plasma polaire, j'ai obtenu, d'une part, des gonades agamétiques purement mésodermiques, d'autre part des gonades également agamétiques mais ayant un nombre variable de débris de cellules polaires; j'ai encore obtenu d'autres gonades partiellement agamétiques par suite du fait qu'elles renferment, en outre, des débris de cellules polaires, un petit nombre de celles-ci non lésées; et, enfin, d'autres gonades sans aucun vestige de cellule polaire lésée, mais ayant un nombre variable de cellules polaires normales.

Les faits présents rendent parfaitement compte de tous les types de gonades trouvés chez les imagos par Geigy, puis par moi-même: petites gonades vides de cellules sexuelles et gonades fertiles, mais ayant subi une réduction de dimensions plus ou moins accentuée.

3. Développement larvaire.

Toutes les larves issues d'œufs irradiés, qui n'avaient pas encore atteint leur 24e heure d'âge, avaient des gonades agamétiques tout à fait pareilles à celles que j'ai trouvées dans les embryons. Elles sont dépourvues de débris de cellules polaires.

C'est seulement après le premier jour de la vie larvaire que j'ai

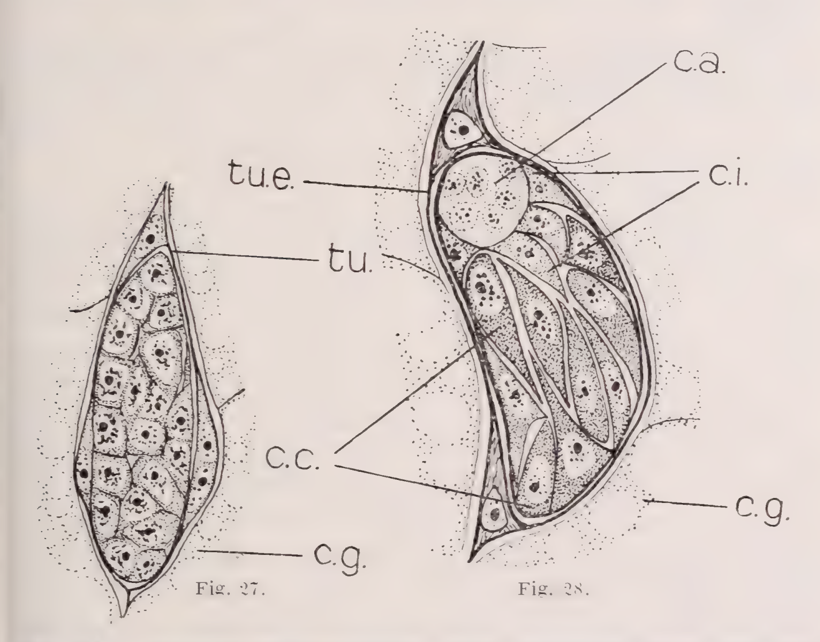


Fig. 27. — Coupe longitudinale d'un ovaire agamétique d'une larve âgée d'un jour. 1.200 ×.

Fig. 28. — Coupe longitudinale d'un testicule agamétique d'une larve âgée d'un jour. 1.200 ×.

c.a. = cellules apicales; c.c. = cellules des canaux; c.g. = corps gras; c.i. = cellules interstitielles; tu. = tunique; tu.e. = tunique externe.

remarqué un début d'évolution, voire de différenciation sexuelle, de ces gonades.

J'ai alors observé deux types tout à fait distincts de gonades agamétiques:

Les unes (fig. 27) sont tantôt globuleuses, tantôt allongées. Leurs cellules, bien serrées les unes contre les autres, sont toutes semblables: petites, à limites peu précises, et à cytoplasme

basophile très réduit de sorte que l'espace cellulaire est occupé presque exclusivement par le noyau; celui-ci, clair, à chromatine finement granuleuse et à nucléole petit et irrégulier, peut se présenter sous trois aspects différents: irrégulièrement arrondi, anguleux ou ovale. Ce tissu est entouré par une enveloppe très mince (tu.) formée par les prolongements de quelques cellules aplaties; elle se continue antérieurement et postérieurement entre les cellules adipeuses.

La ressemblance de ces formations avec la gonade agamétique embryonnaire, en ce qui concerne la structure et la grandeur des cellules aussi bien que de la gonade elle-même, est remarquable; on croirait même que la gonade agamétique de la larve âgée d'un jour n'a subi aucune évolution.

Les gonades de l'autre type (fig. 28) sont toujours allongées et un peu plus grandes que les gonades agamétiques embryonnaires. Elles sont également entourées d'une mince enveloppe (tu.e.) formée de plusieurs cellules aplaties; cette enveloppe se continue entre les cellules adipeuses. Le parenchyme est moins serré que celui du premier type. On peut y voir trois sortes de cellules qui constituent des zones plus ou moins distinctes: juste dans le pôle antérieur, on remarque la présence d'un amas bien délimité (c.a.), à peu près sphérique, plus clair que tout le reste de la gonade; ses cellules, bien serrées les unes contre les autres, sont pauvres en cytoplasme, et ont un noyau à chromatine finement granuleuse, sans nucléole. Plus en arrière, contre cet amas, se trouvent quelques cellules plus grandes (c.i.), irrégulièrement polyédriques, pourvues en général de quelques prolongements courts; le cytoplasme est basophile, et le noyau est clair avec un nucléole irrégulier. Sans qu'il y ait une délimitation précise, toute la moitié postérieure de la gonade est formée de grandes cellules (c.c.) à disposition lâche, d'ailleurs comme les précédentes, et de section triangulaire dont l'angle le plus aigu se prolonge longuement entre les cellules voisines; ces cellules, beaucoup plus grandes que toutes les autres, ont aussi un cytoplasme très hématoxylinophile, et un grand noyau clair avec un nucléole irrégulier.

Avant d'entrer dans la série de considérations que la description qui vient d'être faite permet de formuler, je dois ajouter que ces deux types de gonades ont été observés soit dans les larves agamétiques bilatérales, soit dans les agamétiques unilatérales. Or,

dans le premier cas, les deux gonades de chaque sujet ont une seule des deux structures décrites, et, dans le second cas, la gonade du premier type coexiste toujours avec un ovaire normal, tandis que la gonade du second type coexiste toujours avec un testicule normal.

Reprenons maintenant la description et les figures des deux gonades normales, mâle et femelle, d'une larve âgée d'un jour, en nous abstenant de considérer leurs cellules germinales; comparons-les avec la description et les figures des deux types de gonades agamétiques en question. On ne peut pas ne pas être frappé par l'identité des types cellulaires de ces deux gonades avec ceux de l'ovaire normal d'une part, et ceux du testicule normal d'autre part.

En effet, toutes les cellules qui remplissent la gonade agamétique décrite en premier lieu sont pareilles à celles qui, dans l'ovaire normal, se trouvent soit alignées à la périphérie, soit dispersées ça et là parmi les cellules sexuelles (voir fig. 9). Il est évident que, en ce qui concerne la régularité de forme et de disposition, les cellules de la périphérie de l'ovaire normal ne peuvent pas être tout à fait identifiées avec celles de la gonade agamétique; mais il ne faut pas oublier que, dans celle-ci, à cause de l'absence des éléments sexuels, les rapports entre les cellules ne peuvent pas être les mêmes que dans la gonade normale; la grandeur, la structure et tout l'aspect de toutes ces cellules sont d'ailleurs bien les mêmes.

En ce qui concerne la gonade de l'autre type, on peut identifier toutes ses catégories cellulaires avec celles du testicule normal (voir fig. 7). Ainsi, les cellules qui constituent le petit amas du pôle antérieur de la gonade agamétique, par leur petitesse, par leur situation, et par leurs noyaux, peuvent être identifiées avec les cellules apicales du testicule normal. Les cellules irrégulièrement polyédriques qui suivent les cellules apicales, représentent, sans doute, les cellules interstitielles du testicule normal; la forme, la grandeur et le noyau sont facilement comparables. Je vois finalement, dans les autres cellules de la gonade agamétique — les plus grandes, triangulaires, et allongées —, les cellules des canaux du testicule normal.

On remarque aussi dans ce cas que les types cellulaires de la gonade agamétique ont une forme et une disposition un peu différentes de celles des mêmes cellules du testicule normal, mais ceci est aussi une conséquence directe du changement de rapports intercellulaires que l'absence de la lignée germinale doit fatalement

entraîner. L'énorme différence de dimensions entre ces gonades agamétiques et les normales correspondantes est due également à l'absence des cellules germinales.

Après ces comparaisons morphologiques, je suis en mesure d'affirmer que, chez les larves âgées de 24 heures issues d'embryons exposés aux rayons ultra-violets, il y a une différenciation sexuelle des gonades purement mésodermiques. Ceci est confirmée par la constatation, déjà signalée, de la coexistence, chez les sujets unilatéralement agamétiques, d'un de ces types de gonades sans cellules germinales soit avec un ovaire soit avec un testicule normal.

Il me sera donc possible, par la suite, de décrire séparément le testicule et l'ovaire agamétiques.

a) *Testicule.*

Ce n'est qu'au cours du 4e jour de la vie larvaire que le testicule agamétique qui vient d'être décrit précise sa structure; celle-ci est, à présent, typiquement celle d'un testicule normal sans les cellules germinales (fig. 29).

C'est ainsi que l'amas des cellules apicales (c.a.) est toujours placé au pôle céphalique, sans qu'il ait subi aucune modification. Les cellules interstitielles (c.i.) sont maintenant très nombreuses; elles forment une zone plus claire à cause de leur cytoplasme réticulé. Les cellules des canaux (c.c.) occupent la moitié postérieure de la gonade; elles sont de section parfaitement triangulaire: leurs bases sont placées contre la tunique interne, et leurs pointes sont dirigées vers le centre du testicule.

On peut rapprocher cette évolution des cellules des canaux de celle subie par les mêmes cellules dans le testicule normal du même âge. Ce n'est que la disposition de l'ensemble de ces cellules qui est différente, mais il faut bien se rappeler que les corrélations entre elles et les autres éléments testiculaires sont altérées par le manque de cellules sexuelles.

A cet âge, le testicule agamétique est un peu plus grand que celui de la larve jeune, mais il est toujours incomparablement plus petit que le testicule normal; il est à peine aussi grand que le seul groupe des cellules des canaux de celui-ci. Ce fait me porte à penser, étant donné l'analogie parfaite de forme et de grandeur des cellules des testicules normal et agamétique, que le nombre des cellules de ce dernier est plus petit que dans la gonade normale.

Par suite de cette grande réduction des dimensions, tout le testicule est entouré par les cellules adipeuses (c.g.). D'autre part, le nombre des cellules de la tunique externe (tu.e.) est apparemment beaucoup plus grand que dans le testicule normal. En fait, celles-ci sont simplement beaucoup plus rapprochées; c'est là une autre conséquence de la réduction de grandeur.

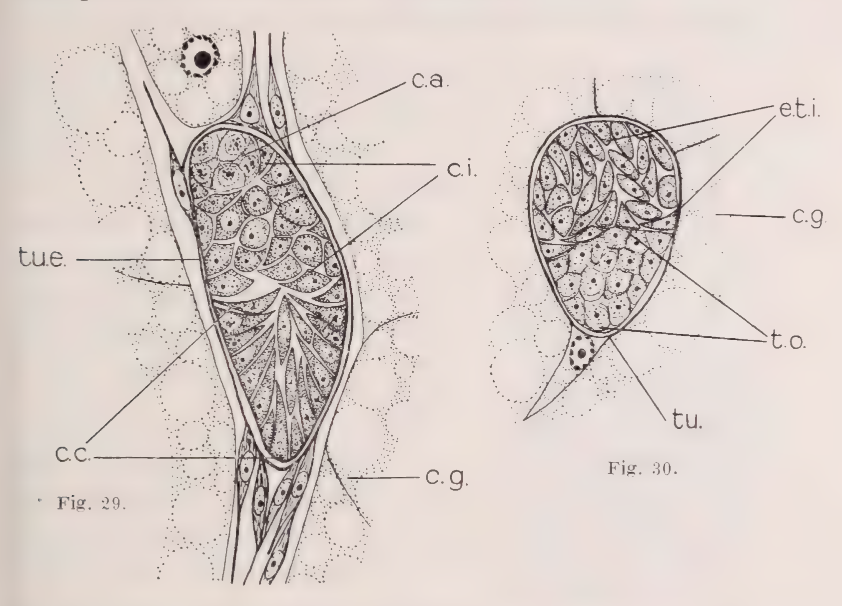


Fig. 29. — Coupe longitudinale d'un testicule agamétique d'une larve âgée de 4 jours. 1.200 ×.

Fig. 30. — Coupe longitudinale d'un ovaire agamétique d'une larve âgée de 4 jours. 1.200 ×.

c.a. = cellules apicales; c.c. = cellules des canaux; c.g. = corps gras; c.i. = cellules interstitielles; e.t.i. = ébauche du tissu interstitiel (zone antérieure); tu. = tunique; tu.e. = tunique externe; t.o. = tissu des ovarioles (zone postérieure).

Jusqu'à la nymphose, on ne remarque aucune modification appréciable de cette structure.

b) *Ovaire.*

C'est aussi au cours du 4e jour de vie larvaire que l'ovaire agamétique décrit plus haut manifeste une évolution parallèle à celle de l'ovaire normal; ce parallélisme est encore plus frappant quand on examine des larves qui ont un ovaire fertile.

L'ovaire agamétique (fig. 30) est toujours plus petit que l'ovaire normal, mais il est déjà plus grand que celui de la larve âgée d'un jour.

Au contraire de ce qui se produit avec l'ovaire normal, l'ovaire agamétique est entièrement couvert par les cellules des corps gras (c.g.); ceci est une conséquence de la réduction de ses dimensions. On y distingue les cellules adipeuses qui forment la tunique de la gonade (tu.).

A ce moment, le tissu de l'ovaire agamétique est également divisé en deux zones bien délimitées et bien distinctes: La moitié antérieure (e.t.i.) est formée par des cellules aplaties ou triangulaires, à cytoplasme remarquablement basophile; les noyaux sont clairs et ont un petit nucléole irrégulier plus ou moins basophile. Les cellules de cette zone sont tout à fait pareilles à celles qui remplissent la même région de l'ovaire normal du même âge; elles prennent une disposition en secteurs qui rappelle parfaitement les colonnes de la zone correspondante de l'ovaire typique. On est, donc, en présence de l'ébauche du tissu interstitiel.

L'autre moitié (t.o.) est plus claire. Les cellules sont petites et plus ou moins sphériques ou polyédriques; les noyaux sont clairs et ont un nucléole petit et basophile. Toutes ces cellules sont identiques à celles qui se trouvent dans la zone postérieure de l'ovaire normal, à la périphérie et parmi les ovogonies. Il s'agit donc du tissu des ovarioles.

Le reste de la vie larvaire n'est marqué par aucun changement de la structure décrite.

4. Développement nymphal.

a) *Testicule.*

Passé les 12 premières heures de la nymphose, le testicule agamétique (fig. 31) est légèrement plus long que celui de la larve adulte; il a aussi un début de courbure. Bien que le plan général de la structure larvaire soit conservé, il subit une petite évolution.

Les cellules apicales (c.a.) sont un peu plus petites, mais plus nombreuses; toutefois, leur structure et les dimensions de l'amas restent les mêmes. Les cellules interstitielles (c.i.) sont aussi plus nombreuses et encore plus claires que chez la larve du dernier stade: presque toutes ont une vacuole plus ou moins grande. Tout

l'ensemble des cellules des canaux (c.c.) est parfaitement délimité et sa section est de forme elliptique; ces cellules sont plus grandes et plus nombreuses qu'au stade antérieur. La zone de confluence des pointes des cellules des canaux est colorée, mais elle est bien plus claire que les cellules elles-mêmes; il semble qu'il y a là une lumière virtuelle.

J'ai été frappé par la ressemblance existant entre cette évolution des cellules des canaux dans le testicule agamétique, et celle des mêmes cellules du testicule normal du même âge.

Cet aspect est conservé jusqu'à la fusion du testicule avec le spermiducte pair. Cette fusion se fait, comme chez les sujets normaux, environ 36 heures après le début de la pupaison.

Aussitôt après, l'amas des cellules des canaux n'a plus la disposition qui vient d'être décrite: il est percé d'une lumière étroite; le bout caudal de cette lumière est en communication avec celle du spermiducte pair, et le bout céphalique est fermé par les cellules interstitielles. Celles-ci, vacuolisées, forment un groupe assez important entre les cellules apicales et les cellules des canaux. Les cellules des canaux commencent à se disposer de manière à former un épithélium interne de cellules hautes mais dont la structure est la même que précédemment. Les cellules apicales constituent un amas toujours bien délimité.

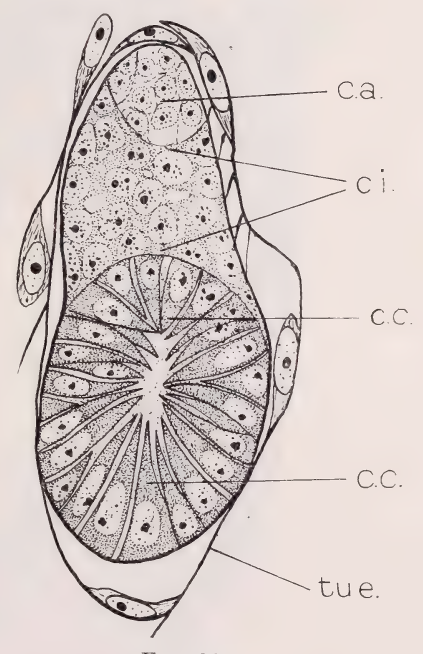


Fig. 31.

Coupe longitudinale d'un testicule agamétique d'une pupe âgée d'un jour. 1.200 ×.

c.a. = cellules apicales; c.c. = cellules des canaux; c.i. = cellules interstitielles; tu.e. = tunique externe.

La gonade grandit légèrement.

La tunique externe, à plusieurs cellules plates très proches, se continue le long de tout le spermiducte pair.

La tunique interne est maintenant constituée par un épithélium

de petites cellules plates, lequel se continue, dans le spermiducte, par l'épithélium correspondant de celui-ci; ce dernier est, cependant, moins plat que le premier, et cette différence s'accentuera toujours davantage.

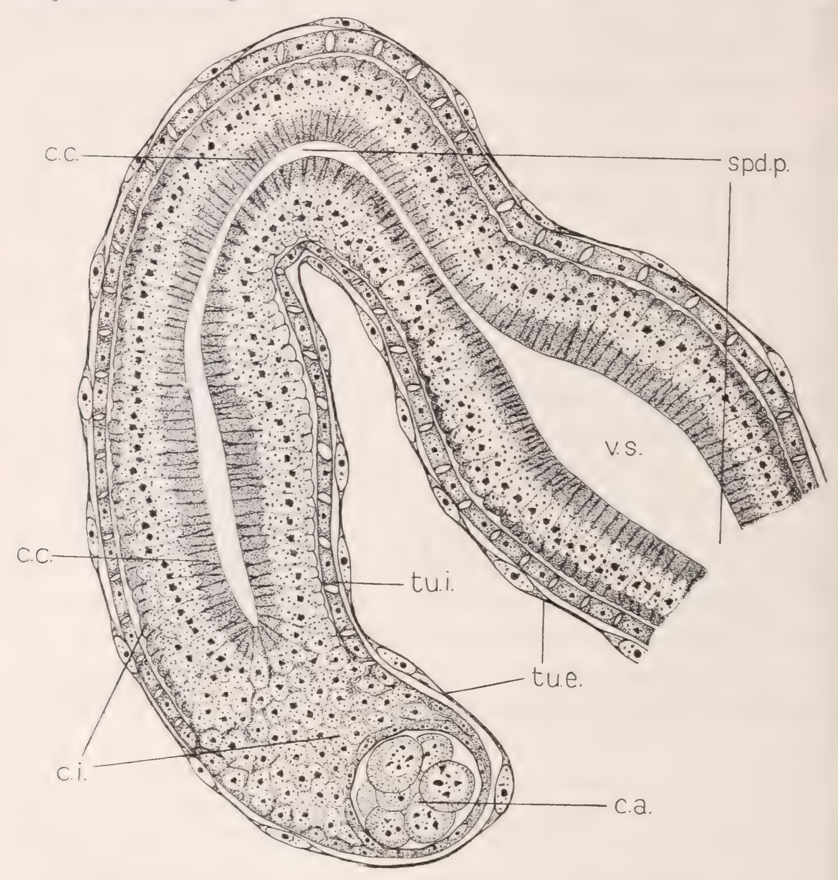


FIG. 32.

Coupe sagittale d'un testicule agamétique en communication avec le spermiducte pair, chez une pupe âgée de 2 jours. 1.200 ×.

c.a. = cellules apicales; c.c. = cellules des canaux; c.i. = cellules interstitielles; spd.p. = spermiducte pair; tu.e. = tunique externe; tu.i. = tunique interne; v.s. = vesicule séminale.

Au cours du 3e jour de la nymphose ces caractéristiques ne font que se préciser.

Le testicule (fig. 32) devient de plus en plus long et plus courbé. Sa lumière est encore étroite, mais plus longue.

L'épithélium haut, constitué par les cellules des canaux (c.c.), s'est développé; cette portion du testicule a l'aspect d'un prolongement du spermiducte pair (spd.p.). Il est ici encore plus difficile que dans les gonades normales de marquer la limite entre le testicule et le conduit génital, tant est ressemblante la structure de ces deux parties.

Les cellules interstitielles (c.i.) se sont énormément multipliées; elles forment un gros groupe entre le bout de la lumière testiculaire (limite céphalique probable des cellules des canaux) et les cellules apicales; presque seuls les noyaux très serrés sont visibles dans ce groupe de cellules interstitielles.

Les cellules apicales (c.a.) sont maintenant très grandes et peu nombreuses.

Ce testicule continue à grandir jusqu'à la fin de la vie nymphale, mais il reste, quand même, considérablement plus petit que le testicule normal.

Le testicule agamétique d'une pupe presque à son terme (5e jour) a la structure suivante (fig. 33):

La partie moyenne est renflée; à

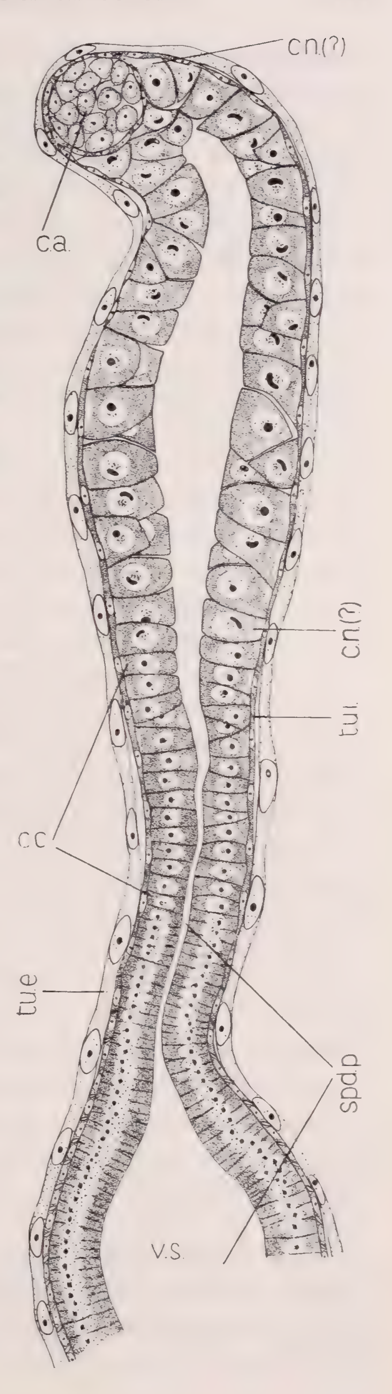


Fig. 33.

Coupe sagittale d'un testicule agamétique et son spermiducte, d'une pupe âgée de 4 jours. 680 ×.

c.a. = cellules apicales; c.c. = cellules des canaux; c.n. (?) = cellules nourricières (?); spd.p. = spermiducte pair; tu.e. = tunique externe; tu.i. = tunique interne; v.s. = vesicule séminale.

ce niveau, la lumière est aussi plus large que dans le reste de la gonade. En avant et en arrière de ce renflement, le tube testiculaire se rétrécit graduellement; la partie céphalique forme un petit cul-de-sac, et la partie caudale forme un long canal étroit qui est continué par le spermiducte pair.

La pointe craniale est entièrement occupée par les cellules apicales (c.a.) qui sont, de nouveau, plus petites mais aussi plus nombreuses qu'au stade précédent.

La paroi testiculaire est formée par trois assises cellulaires:

La plus externe (tu.e.) revêt tout le testicule et le conduit génital pair. Elle est très épaisse et contient de grands noyaux à nucléole acidophile, plats et très nombreux; le cytoplasme est clair et rempli de toutes petites granulations (pigment). On ne voit pas les limites des cellules. A leur forme, leur structure et leur grandeur, on reconnaît les noyaux comme ceux que j'ai toujours vus dans la tunique externe du testicule agamétique et normal. Cette assise syncytiale est bien la tunique externe de la gonade mâle. Elle est beaucoup plus épaisse que dans le testicule normal parce que, ainsi que Geigy (1931) l'a déjà remarqué, elle doit couvrir une surface incomparablement plus petite. Pour la même raison, ses noyaux sont beaucoup plus rapprochés, ce qui donne l'impression que leur nombre est plus grand. Cette hypertrophie apparente de la tunique externe entraîne une accumulation de pigment dans une surface beaucoup plus réduite; c'est pourquoi les testicules agamétiques imaginaux sont d'un jaune beaucoup plus foncé que les testicules normaux (Geigy, 1931).

L'assise médiane (tu.i.) double toute la tunique externe. Elle est mince et contient de nombreux petits noyaux plats à nucléole basophile. Ces noyaux sont séparés par des ponts de cytoplasme basophile étranglés au milieu; ces étranglements doivent marquer les limites entre les cellules. Cette assise est continuée par l'épithélium correspondant du spermiducte pair. Il s'agit de la tunique interne dont j'ai parlé à propos du testicule normal. Ici sa nature cellulaire est hors de doute, et il n'y a plus lieu de la considérer comme une membrane anhiste. Dans le cas présent, cette tunique est aussi beaucoup plus épaisse que dans les cas normaux, ce qui permet de constater sa cellularisation.

La troisième assise double intérieurement tout le testicule, passant sous le groupe des cellules apicales. Elle délimite la lumière

testiculaire. Dans cette assise j'ai observé deux types de cellules bien distincts; chacun d'eux occupe une partie de la paroi de lagonade, mais leur ligne de démarcation est impossible à déterminer à coup sûr. La partie la plus caudale (c.c.), celle qui fait suite au conduit pair, est formée de cellules hautes et étroites, très serrées; leur cytoplasme est basophile, et elles ont un grand noyau, elliptique ou ovale, à chromatine finement granuleuse, qui contient un petit nucléole basophile. Ces cellules sont très semblables à celles qui forment l'épithélium interne du spermiducte pair, mais à leur situation et à leurs dimensions légèrement plus grandes on les reconnaît comme les cellules des canaux. Elles sont reconnaissables dans tout le quart postérieur de la gonade. Cette partie testiculaire a, en conséquence, tout l'aspect d'une prolongation du conduit génital dans le testicule. Les autres cellules qui forment tout le reste de l'assise interne, sont irrégulièrement polyédriques et sont isodiamétriques ou presque (c. n. ?); elles sont beaucoup plus grandes que les cellules des canaux. Leur cytoplasme est abondant et basophile; le noyau est grand, sphérique et clair; la chromatine est peu abondante et très finement granuleuse; le nucléole est très grand aussi, sphérique ou en forme de croissant, et nettement acidophile. Dans le deuxième quart postérieur du tube testiculaire, les deux catégories de cellules de cette assise se transforment graduellement; chacune prend des caractéristiques intermédiaires et finit par se confondre avec l'autre.

Mais d'où viennent ces énormes cellules que l'on trouve pour la première fois au cours de l'évolution du testicule agamétique, et qui semblent ne pas avoir de pendant dans le testicule normal ?

Dans le stade antérieur, j'ai montré que les cellules interstitielles étaient plus grandes et plus nombreuses qu'auparavant, et formaient un bloc très serré entre les cellules apicales et l'épithélium des cellules des canaux. Or, je pense que ces cellules ont subi une importante évolution structurale et ont pris, par suite de l'absence des cellules sexuelles, une disposition épithéliale particulière aux testicules agamétiques. Je reviendrai plus loin sur leur signification possible.

L'imago éclot avec des testicules agamétiques identiques à ceux dont je viens de terminer la description. Geigy (1931) a décrit des testicules pareils trouvés dans des mâles âgés de plusieurs jours.

b) *Ovaire.*

C'est à peine si l'on peut distinguer chez la pupe jeune un ovaire agamétique d'un ovaire normal; la différence de grandeur est très petite au cours du premier jour de nymphose, et l'identité de struct ıre est presque parfaite.

En effet, on remarque à ce moment dans l'ovaire agamétique tous les caractères structuraux de l'ovaire normal (fig. 34). Les ébauches des tubes ovigères sont constituées, chez la prépupe, par le filament terminal (f.t.) à grandes cellules plates, et, plus tard, aussi par l'ébauche de la chambre germinative primordiale (c.g.p.). Celle-ci s'allonge progressivement et se termine toujours indistinctement dans le parenchyme (t.o.) qui remplit toute la partie postérieure de l'ovaire. On voit aussi, entre les tubes ovariques, les lames du tissu interstitiel (t.i.) issues du parenchyme antérieur, et poussant dans la direction postérieure en même temps que ces tubes-là. Le tissu interstitiel est aussi, d'abord, compact, formé de cellules plus ou moins aplaties; puis il devient peu à peu réticulé.

Mais il suffit de regarder attentivement la chambre germinative primordiale pour conclure qu'on se trouve en présence d'une gonade agamétique. On n'y voit en effet que de petites cellules irrégulièrement sphériques, à cytoplasme basophile peu abondant, et noyau à nucléole petit et sidérophile. Ce sont les cellules qui, dans l'ovaire normal, se trouvent à la périphérie de la chambre germinative, et qui forment tout le tissu des ovarioles. Il n'y a aucune cellule germinale dans cette chambre ou dans le tissu postérieur.

L'ovaire agamétique qui vient d'être décrit, subit la même évolution que l'ovaire normal.

Les tubes ovigères grandissent et forment un filament postérieur en même temps que le tissu postérieur se réunit et se prépare à former le calice. L'espace entre les ovarioles et le tissu interstitiel se remplit d'une masse éosinophile réticulée; à côté de vacuoles (graisse), elle contient des gouttelettes et de grandes gouttes d'albumine. Il y a aussi plusieurs noyaux grands et elliptiques dans cette masse. Force nous est de conclure qu'on se trouve en présence du même syncytium que celui qui entoure les ovarioles normaux.

Le tissu interstitiel devient de plus en plus réticulé. Ses cellules périphériques finissent par former aussi les membranes périto-

néales de l'ovaire et des tubes ovigères. La première est identique à celle de l'ovaire normal; cependant, ses noyaux sont plus rap-

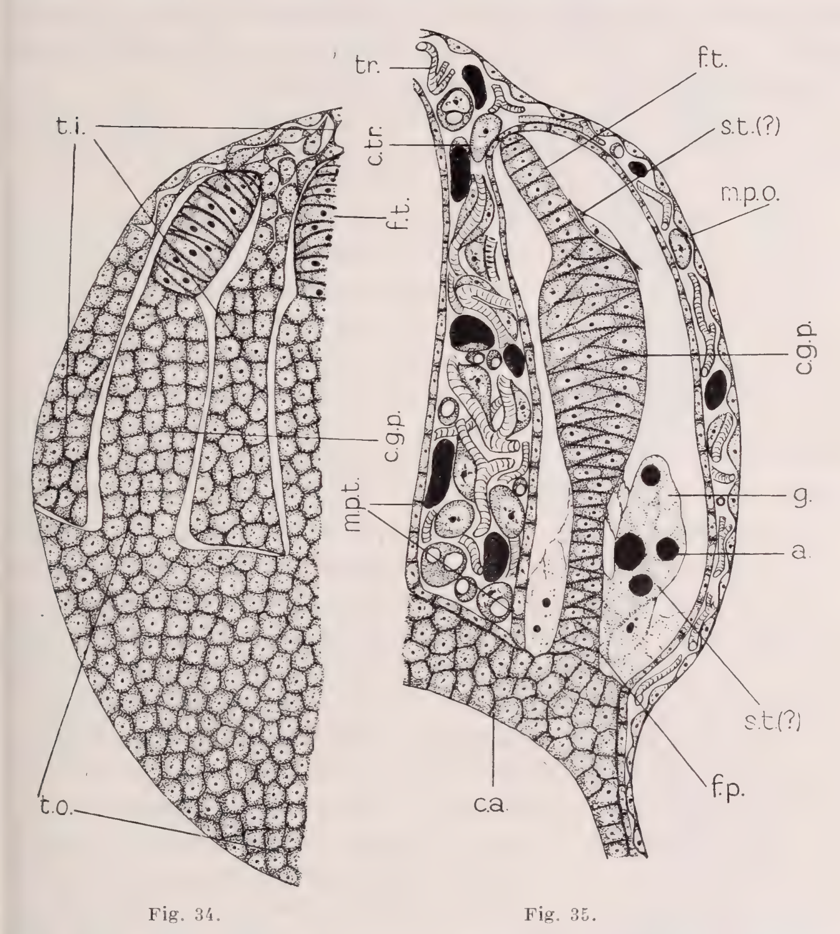


Fig. 34. Fig. 35.

Fig. 34. — Coupe longitudinale partielle d'un ovaire agamétique d'une pupe âgée d'un jour. 1.200 ×.

Fig. 35. — Id. d'une pupe âgée de 3 jours. 1.200 ×.

a. = albumine; ca. = calice; c.g.p. = chambre germinative primordiale; f.p. = filament postérieur; f.t. = filament terminal; g. = graisse; m.p.o. = membrane péritonéale de l'ovaire; m.p.t. = id. des tubes ovariques; s.t. (?) = syncytium trophique (?); tr. = trachées; t.i. = tissu interstitiel (antérieur); t.o. = tissu des ovarioles (postérieur).

prochés. Ce dernier fait doit être une conséquence directe de la réduction des dimensions de l'ovaire agamétique. Par contre, la

membrane péritonéale des tubes ovariques est assez différente de la même membrane dans l'ovaire normal. Ses cellules ne sont pas aplaties, à prolongements minces; elles sont de section rectangulaire, et les noyaux sont très proches les uns des autres. Cette membrane présente, alors, un aspect épithélial.

Les mailles du tissu interstitiel sont occupées par des trachées et leurs cellules mères, et aussi par des inclusions d'albumine assez volumineuses.

Douze heures plus tard, le syncytium qui remplit l'espace de l'ovariole régresse; il se transforme aussi en une membrane mince, sauf près du filament postérieur où son aspect initial est conservé.

Si cette évolution est tout à fait parallèle et identique à celle de l'ovaire normal, il n'est pas moins vrai que la gonade agamétique de la pupe de 3 jours (fig. 35) présente d'importantes différences avec la gonade normale. C'est ainsi que, en dehors même de la différence des dimensions — considérablement plus petites chez la gonade agamétique —, j'ai pu constater les différences suivantes:

Les ovarioles n'ont encore que la chambre germinative primordiale (c.g.p.), tandis que le tube ovigère normal a déjà son premier cyste individualisé. Jusqu'à maintenant, cette chambre germinative n'a fait que grandir et ses cellules ont seulement pris une autre forme et disposition: d'irrégulièrement polyédriques et sphériques et pauvres en cytoplasme qu'elles étaient, elles sont devenues aplaties, et leur cytoplasme plus abondant; leurs grands axes sont placés perpendiculairement à celui de l'ovariole, et leurs pointes sont situées entre celles des deux cellules opposées.

Le syncytium (s.t.) très développé près du filament postérieur, contient encore un assez grand nombre de vacuoles et de gouttes d'albumine. Le long du reste de l'ovariole, ce syncytium n'est qu'une mince membrane, pas toujours bien discernable, où se trouvent quelques grands noyaux elliptiques.

Le tissu interstitiel initial est déjà complètement remplacé par les nombreuses trachées (tr.) accompagnées de leurs grandes cellules mères (c.tr.), et par les grandes gouttes d'albumine (a.). Trachées et inclusions protéiques sont tellement compactes qu'elles semblent beaucoup plus abondantes que dans l'ovaire normal. Je crois cependant que l'aspect plus serré de ces formations est dû plutôt qu'à leur plus grande abondance, à l'importante réduction de l'espace où elles sont contenues.

Un jour plus tard, soit peu avant l'éclosion de l'imago, l'ovaire agamétique (fig. 36) est un petit peu plus grand, mais sa structure est à peu près la même.

L'ovariole est en effet toujours formé par la seule chambre germinative primordiale (c.g.p.) qui conserve l'aspect du stade antérieur. Seul le filament postérieur (f.p.) est plus mince et plus court. Il peut se terminer à une distance variable du calice (ca.), soit très petite, soit très grande; dans ce dernier cas, il s'attache au calice par le faisceau de cellules longues et minces à grands noyaux, déjà remarquées dans les ovarioles des pupes du même âge (fig. 36).

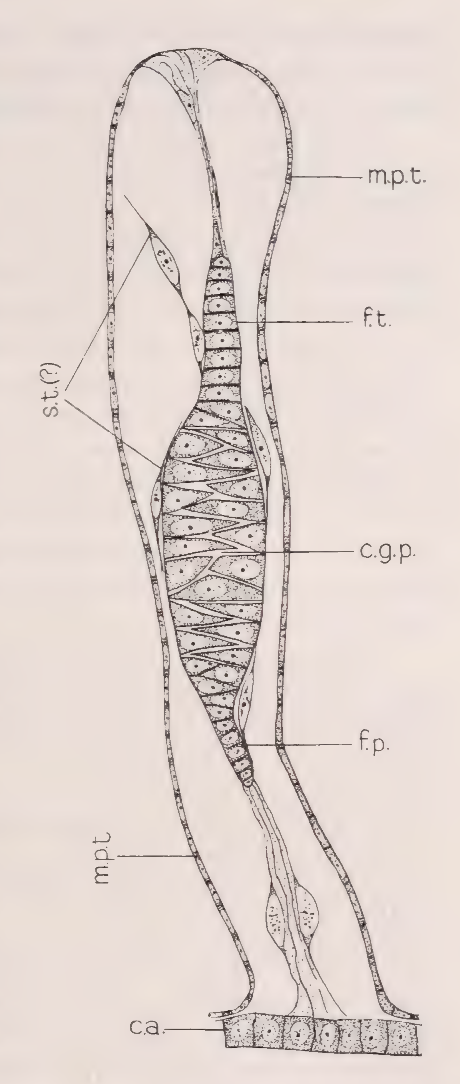


Fig. 36.

Ovariole d'un ovaire agamétique de pupe âgée de 4 jours. Coupe longitutinale. 1.200 ×.

ca. = calice; c.g.p. = chambre germinative primordiale; f.p. = filament postérieur; f.t. = filament terminal; m.p.t. = membrane péritonéale des tubes ovigères; s.t. (?) = syncytium trophique (?).

Le syncytium (s.t.) est beaucoup plus réduit, même près du filament postérieur. Il ne contient que quelques noyaux, d'ailleurs plus nombreux que dans le cas normal; ses minces expansions cytoplasmiques sont en général placées contre l'ovariole.

L'espace compris entre l'ovariole et sa membrane péritonéale est plus étroit, mais cette membrane (m.p.t.) qui conserve son aspect épithélial, est toujours bien séparée de l'ovariole au long des filaments.

Entre les membranes péri-

tonéales des ovarioles il existe encore des trachées et seulement quelques inclusions d'albumine; je rappelle à ce propos que ces dernières n'existent plus dans l'ovaire normal de cet âge.

La membrane péritonéale de l'ovaire se rattache à l'extrémité libre du filament terminal, par les deux procédés signalés dans l'ovaire normal.

La structure décrite est précisément celle que présentent les ovaires agamétiques des imagos âgées de 2 ou 3 jours; seules les inclusions d'albumine y font complètement défaut.

Le nombre des tubes ovariques dans tous les ovaires agamétiques que j'ai obtenus, depuis la prépupe jusqu'à la pupe vieille, est compris entre 6 et 16. Cependant, les nombres les plus fréquents sont ceux qui sont supérieurs à 10.

Chez les sujets bilatéralement agamétiques, la différence entre les deux gonades est, parfois, de 1 ou 2 ovarioles, parfois elle est de 4 ou 5. Chez les sujets unilatéralement agamétiques, l'ovaire anormal présente toujours 2 à 8 tubes ovigères de moins que l'ovaire normal.

Un fait qui semble remarquable est que les nombres des tubes ovigères dans les ovaires agamétiques sont inférieurs aux nombres que j'ai trouvés dans les ovaires des sujets normaux (16-21).

V. DISCUSSION

1. Développement embryonnaire.

a) *Mouvements des cellules polaires.*

Le mouvement des cellules polaires depuis le pôle postérieur de l'embryon jeune jusqu'au fond de la cavité proctodéale définitivement constituée, a été interprété, par la plus grande partie des auteurs, comme la conséquence directe d'une « migration » de ces cellules. A notre connaissance seuls Ritter (1890), Noack (1901), Geigy (1931), Poulson (1937), Huettner (1940), et Rabinowitz (1941) ont vu dans ce mouvement un « entraînement passif ». Mais c'est Poulson qui se prononce le premier contre le terme « migration » et, en rejetant l'idée que les cellules polaires puissent se déplacer par leurs propres moyens, propose le terme de « inclusion ».

Il ne me semble pas possible de trancher ce problème en se basant sur des coupes histologiques d'embryons normaux, et si mes expériences d'irradiation ne m'avaient pas placé devant des faits décisifs, je ne l'aborderais pas ici.

En effet, ayant constaté un déplacement des cellules polaires lésées par les rayons ultra-violets, qui vont jusqu'à se placer dans l'ébauche de l'invagination proctodéale, comme les cellules polaires normales, je peux conclure à la nature passive de ce mouvement; on ne comprendrait pas comment des cadavres de cellules pourraient jouir d'une mobilité active.

Je pense donc que, une fois complètement formées, les cellules polaires, par suite du mouvement de croissance de la bande germinale, sont « incluses » dans l'ébauche de l'invagination proctodéale; étant contraintes, par le resserrement graduel des bords du proctodéum, de rester au fond de cette cavité, elles sont forcées de suivre son déplacement caudo-céphalique.

Mais le mouvement des cellules polaires ne s'arrête pas; elles traversent en effet le fond du proctodéum et gagnent le mésoderme en passant par le vitellus qui remplit la cavité du corps.

Tous les auteurs, sauf Ritter (1890) et Hegner (1909) sont d'accord pour interpréter cette nouvelle phase du mouvement des cellules polaires comme une migration. Encore récemment Huettner (1940), en se basant sur les images fournies par ses préparations, affirme que les cellules polaires effectuent des mouvements amiboïdes pour parcourir cette deuxième étape.

J'ai vu aussi, et même figuré (fig. 2), des images qui pourraient me conduire à confirmer l'avis de cet auteur, mais là aussi les résultats de mes expériences s'opposent à cette conclusion.

Ainsi que je l'ai déjà remarqué, les cellules polaires lésées par l'exposition aux ultra-violets, parcourent aussi le chemin qui amène les cellules polaires normales dans les gonades. Je dois, par conséquent, admettre que la deuxième phase du mouvement des cellules polaires est aussi de nature purement passive.

En ce qui concerne la 3e phase de ce mouvement — groupement des cellules polaires dans le mésoderme latéro-dorsal du 10e segment pour former les gonades (p. 62 et 64; fig. 3 D, et 4 B et C) — on est porté à penser de façon identique.

Quelles forces, cependant, entraînent les cellules polaires du pôle postérieur de l'embryon à l'emplacement définitif des go-

nades, telle est la question qui se pose, puisque les cellules polaires semblent jouer un rôle purement passif.

Pour ce qui est de la première étape de ce déplacement j'en ai déjà exposé mon interprétation tout à l'heure.

Pour la compréhension du mécanisme de tout ce mouvement, il faut maintenant rappeler deux faits importants:

Premièrement, on sait qu'un embryon est un assemblage de tissus qui se déplacent continuellement en parfait et constant accord entre eux, jusqu'à ce qu'ils aient acquis leur entière différenciation et qu'ils aient trouvé leur emplacement définitif. Il en est donc de même en ce qui concerne l'embryon des Insectes, et, dans ce sens, je n'ai qu'à rappeler tout le mouvement du proctodéum depuis son point d'origine à l'extrémité postérieure de l'embryon, jusqu'à la partie antérieure, et son recul vers la position définitive. Tout cela est accompagné d'un mouvement de croissance, dirigé en arrière, de la cavité proctodéale elle-même; de la poussée des tubes de Malpighi; du recul et du repli, vers l'avant, de l'intestin terminal; et du développement des bandes mésodermiques le long des parois latérales du corps jusqu'au dos.

Secondement, il faut se souvenir que le fond de l'invagination proctodéale est une couche cellulaire en prolifération et toujours prête à s'ouvrir dans l'ébauche endodermique postérieure qui est située tout près; c'est aussi à cet endroit que pousseront les ébauches des tubes de Malpighi marquant le point de fusion de l'intestin terminal avec l'intestin moyen. Les cellules de cette couche-là ne peuvent pas constituer une barrière infranchissable à d'autres cellules; elles ont forcément des connexions trop lâches. J'ai même décrit des espaces entre ces cellules; Noack (1901) les avait déjà vus chez *Calliphora*, et Geigy (1931) chez la Drosophile. Ce sont, d'après les auteurs cités — et je partage leur façon de voir —, les passages par lesquels les cellules polaires pénètrent dans le vitellus.

Je pense donc que, par suite du mouvement de rétrécissement tout au long du proctodéum, déjà signalé au cours de ce chapitre (fig. 3 A), les cellules polaires sont obligées de se frayer un passage entre les cellules du fond de la cavité proctodéale. Il semble normal qu'elles le fassent par l'endroit le plus faible qui est sans doute l'extrémité terminale de cette cavité; c'est justement l'endroit où se trouve le plus grand nombre de petites fentes. En effet, j'ai constaté que 70% des cellules polaires sortent par là.

Au fur et à mesure qu'elles arrivent dans le vitellus, elles doivent s'écarter, par suite de l'allongement de l'intestin, de la région axiale de l'embryon; elles sont alors, et cela d'après mes numérations, poussées vers les deux côtés et dans le sens dorsal. La conséquence est qu'elles se trouvent noyées dans le mésoderme latéro-dorsal.

Ce mécanisme se répète pour chaque cellule polaire au cours de l'accroissement de l'intestin et tant qu'il y existe encore des cellules polaires. On comprendra ainsi pourquoi les initiales sexuelles se disposent le long des deux bandes mésodermiques, séparées et situées à des niveaux qui doivent correspondre à peu près à ceux de l'extrémité postérieure de l'intestin au moment où elles l'ont quitté.

Aussitôt que les cellules polaires sont toutes englobées dans le mésoderme, et que l'intestin atteint la zone caudale de l'embryon, commence le recul de l'ouverture proctodéale et, par là, de l'intestin terminal. Que ce recul ait un retentissement important sur le mésoderme et, en conséquence, sur les éléments polaires, cela semble très vraisemblable. C'est à cette influence que serait dû le groupement au niveau du 10^{e} segment, des cellules germinales auparavant dispersées.

L'explication du déterminisme des mouvements des initiales sexuelles, que je viens de donner, rend également compte des mêmes phénomènes chez ceux des Insectes dont les cellules polaires, peu après leur formation, sont poussées vers l'intérieur de l'embryon par le blastoderme qui se complète à leur extérieur; ce sont, par exemple, les cas de *Chironomus* et de *Sciara* étudiés respectivement par Ritter (1890) et par Du Bois (1932).

On pourra objecter que ceci est un processus trop dépendant du hasard pour qu'il puisse conduire à un phénomène aussi précis que celui du partage et du transport de deux groupes de cellules, à peu près égaux, jusqu'à l'endroit constant, et à un instant rigoureusement fixe, où doivent se former les gonades. Mais je pense que ce hasard n'est que très relatif; tous les phénomènes auxquels j'attribue un rôle dans le déterminisme de la marche des cellules polaires, sont rigoureusement coordonnés, et leur résultante ne peut qu'être toujours la même; autrement, toute l'ontogénèse elle-même ne serait qu'un jeu de chances. Hegner (1909) lui-même croit que les mouvements des cellules polaires des Coléoptères,

à l'intérieur de l'embryon, sont dus aux tensions créées par la croissance des tissus adjacents.

D'ailleurs, un processus comparable, commande le transport des initiales sexuelles chez l'embryon des Oiseaux. Les expériences de Dantschakoff (1941) sur le Poulet ont démontré que les éléments germinaux se forment aux dépens de l'endoderme extra-embryonnaire; leur transport vers l'intérieur de l'embryon, jusqu'à l'endroit du mésoderme embryonnaire, toujours le même, où doivent se différencier les gonades, est effectué par le courant sanguin.

Mais en tout cas, il faut bien admettre qu'il ne s'agit pas d'un mécanisme parfaitement précis; en effet, un certain nombre de cellules polaires ne peut pas gagner le mésoderme. C'est Huettner (1940) qui a remarqué le premier ce fait, mais il n'en donne aucune explication.

J'ai observé que, en moyenne, 30% des cellules polaires transportées dans la cavité proctodéale n'arrivent pas à pénétrer dans les portions latéro-dorsales du mésoderme. Il est très probable qu'une partie de ces cellules polaires perdues, est constituée par les cellules qui traversent la paroi du proctodéum par sa face ventrale. Au moins 15% des cellules polaires, selon mes observations, font leur entrée dans le vitellus à travers la face ventrale du proctodéum. Il se peut que ces cellules soient hors de l'influence des facteurs déterminants la marche ordinaire des initiales sexuelles; elles seront, en conséquence, probablement détruites dans le vitellus. Si quelques-unes de ces cellules égarées pénètrent dans le mèsoderme, elles n'iront, en tout cas, occuper que la partie ventrale de celui-ci, où il leur sera également impossible de prendre part à la constitution des gonades. Les autres éléments polaires perdus — 15% — sont peut-être quelques-uns des éléments qui ont traversé le fond du proctodéum à son extrémité, mais qui, par la suite, auront été orientés, pour une raison ou pour une autre, vers la face ventrale de l'embryon.

Cependant, malgré cette perte de matériel germinal, il est vérifié que le 70% restant, c'est-à-dire les cellules polaires qui s'incorporent dans les gonades, suffit pleinement pour garantir la fécondité des sujets.

b) *Prédétermination des ébauches des gonades.*

Après destruction élective des initiales sexuelles de l'embryon de Poulet, Dantschakoff (1941) a obtenu des embryons de poulet très avancés dont le développement avait été absolument normal, mais qui étaient dépourvus de tout vestige de gonades. Dans l'absence des cellules germinales, le mésoderme n'a pas pu se différencier dans le sens d'une glande sexuelle.

Il était donc permis de penser que les choses ne se passeraient pas autrement chez les animaux de n'importe quel groupe.

En effet, en 1934, Howland et Robertson, ne connaissant pas les recherches de Geigy (1931), ont lésé le plasma polaire de l'œuf de *Drosophila* au moyen d'un électromicrocautère. De 20 œufs opérés, 4 seulement ont pu donner des imagos dont une seule était une femelle stérile; elle n'avait pas d'ovaires. Un des mâles fertiles n'avait qu'un seul testicule.

Et pourtant Geigy avait déjà montré d'une façon évidente que les nombreuses imagos issues des œufs dont il avait détruit le plasma polaire présentaient toujours des gonades normalement constituées mais dépourvus des éléments de la lignée germinale.

Geigy n'aurait-il jamais réussi à empêcher totalement la formation des cellules polaires ? S'il en était ainsi, on devrait nécessairement admettre qu'un très petit nombre de ces cellules suffirait pour déterminer la différenciation des gonades, même si, par la suite, elles ne peuvent plus poursuivre la gamétogénèse.

Ou bien Howland et Robertson n'ont-ils pu identifier, chez leurs deux seules imagos castrées, les toutes petites gonades agamétiques que Geigy avait trouvées dans ses sujets ?

Mes recherches semblent fournir la solution de ce problème. J'ai montré comment, en l'absence de tout élément polaire, au moment même où s'individualisent les gonades normales (environ 13 heures après la ponte), et à la même place (10[e] segment), se différencient, exclusivement aux dépens du mésoderme latéro-dorsal, deux formations dont toutes les caractéristiques permettent d'affirmer qu'il s'agit de deux gonades agamétiques. On ne peut même pas penser que les débris de cellules polaires lésées pourraient aussi déterminer la formation de ces gonades. Si ces débris remplissent presque toujours la cavité proctodéale,

ils ne pénètrent que rarement dans le mésoderme et dans les ébauches des gonades.

Les résultats de GEIGY sont donc confirmés, et on peut en conclure que chez les Insectes, au contraire de ce qui arrive chez les Oiseaux, les initiales sexuelles ne prennent aucune part à l'induction de l'endroit mésodermique destiné aux gonades. Rassemblement des cellules polaires en deux groupes, et différenciation des gonades sont deux phénomènes sans aucune liaison de cause à effet ; ils ne sont que rigoureusement synchroniques et complémentaires. Le mésoderme latéro-dorsal du 10e segment contient en lui-même toutes les potentialités nécessaires à la différenciation des gonades ; cela veut dire qu'il est prédéterminé.

Mais à partir de quel moment existe cette prédétermination ? Seulement depuis la formation de l'ébauche mésodermique ventrale ? Ou bien, dans la bande ventrale embryonnaire (au stade blastoderme ou même au stade blastème germinatif), y aurait-il déjà un territoire présomptif des gonades ?

C'est ce qu'il serait intéressant de vérifier.

c) *Différenciation sexuelle des gonades.*

POULSON (1937) affirme, pour la première fois, qu'il est possible, déjà chez les embryons qui ont dépassé 14 heures de développement, de faire la distinction entre une gonade mâle et une gonade femelle. La première serait beaucoup plus grande que la seconde, ce qui serait, d'après le même auteur, une extension des observations de KERKIS (1931) chez la larve.

HUETTNER (1940) dit que cette distinction des sexes est déjà possible même chez les embryons de 10 à 11 heures d'âge.

Il est permis de formuler « a priori » certaines objections aux conclusions des deux auteurs cités :

KERKIS lui-même dit que ce n'est qu'après 6 heures de vie larvaire qu'il est possible de distinguer, par les dimensions, un testicule d'un ovaire. Et pourtant, d'après le tableau qu'il présente, on remarque que, encore à cet âge, les limites de variation des deux types de gonades se touchent : ♀ = 2 — 4, ♂ = 4 — 5. Au fond, ce n'est qu'après 12 heures que les limites de variation sont séparées (♀ = 2 — 4, ♂ = 5 — 7) et que les moyennes sont assez éloignées (♀ = 3,04, ♂ = 5,88) pour qu'on puisse distinguer à coup sûr un testicule d'un ovaire.

Cette remarque conduit forcément à la prévision que chez les embryons, même s'il y avait deux courbes de variation distinctes, leurs sommets seraient tellement proches qu'il ne serait pratiquement pas possible, en se basant seulement sur la grandeur, de diagnostiquer la présence d'une gonade mâle ou d'une gonade femelle. Il faudrait que, parallèlement à cette différence de dimensions, existe une différence de structure, et celle-ci suffirait par elle-même à permettre une distinction des sexes.

Toutefois, j'ai voulu vérifier si les faits confirmeraient cette prévision.

La seule observation des coupes histologiques ne m'a jamais montré une différence de grandeur entre la gonade la plus petite et la plus grande, aussi considérable que celle que Poulson figure dans son travail. Les longueurs des gonades des embryons de 13 à 22 heures, déterminées par moi, sont comprises entre 0, 0174 mm. et 0, 0381 mm. La courbe formée avec ces valeurs (fig. 37) ne présente qu'un seul sommet correspondant à la longueur moyenne de 0,318 mm. avec une fréquence de 25 cas.

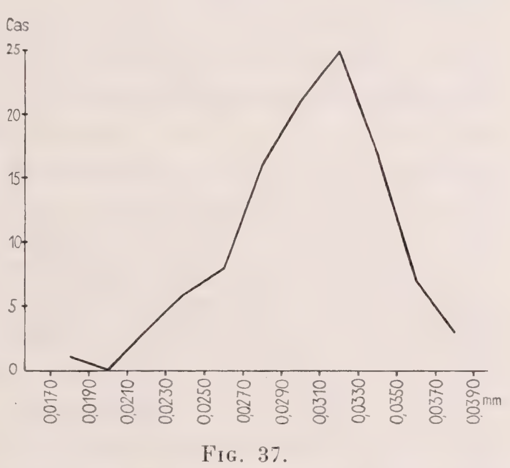


Fig. 37.
Courbe de variation de la longueur des gonades normales d'embryons âgés de 13 à 22 heures.

Il n'y a aucun doute, donc, que la courbe de variation de grandeur des gonades embryonnaires qui évolueront en testicules se confonde avec celle des gonades qui donneront les ovaires.

La théorie de la différenciation sexuelle des gonades embryonnaires n'est donc pas confirmée par la statistique.

Néanmoins, par suite de l'existence, dans certains cas, d'un amas mésodermique postérieur qui pourrait être l'ébauche des cellules des canaux, la possibilité d'une distinction sexuelle des gonades embryonnaires n'est pas encore exclue. Il faut, tout

d'abord, être sûr que les cellules de cet amas sont bien celles qui donneront, chez la larve, les cellules des canaux du testicule. Ceci démontré, on peut se trouver en mesure d'affirmer que l'embryon de la Drosophile présente, après 12 heures de développement, une différenciation sexuelle. La présence ou l'absence du groupe mésodermique mentionné, constituerait, ainsi, le moyen le plus pratique et le plus rigoureux de distinguer, sur coupe, une gonade mâle d'une gonade femelle.

2. Testicule.

a) *Origine de la tunique externe.*

Brüel (1897), à la suite de ses recherches sur *Calliphora erythrocephala*, affirme que la tunique externe du testicule est un dérivé des cellules adipeuses qui l'entourent, Cholodkowsky (1892) croit que cette tunique se forme par concroissance de la couche hypodermique des trachées qui parcourent la surface testiculaire. Keuchenius (1913) dit que, à son avis, les corps gras ne peuvent pas être considérés comme une enveloppe des testicules.

A ma connaissance, aucun autre auteur n'a repris cette question. La tunique que j'ai trouvée autour du testicule de la Drosophile (p. 73) est bien celle qui entoure la gonade embryonnaire aussitôt que celle-ci est complètement individualisée. J'ai montré qu'elle se forme par l'aplatissement des cellules mésodermiques qui entourent le groupe des cellules polaires. J'ai montré aussi que cette enveloppe se prolonge le long des deux portions, céphalique et caudale, de la bande mésodermique. On retrouve chez la larve ces mêmes prolongements sous forme d'une couverture des corps gras et d'un cordon qui passe entre les cellules adipeuses.

Geigy (1931) a vu lui aussi ces cordons, mais il dit qu'il n'a pas pu les suivre très loin. Ceci est dû au fait que, d'après mes images, ils se répandent entre les cellules adipeuses de sorte que leur finesse croissante les soustrait à notre vue, à une courte distance du testicule; on peut même supposer qu'ils ne vont pas plus loin.

De tous les auteurs qui ont décrit des formations analogues chez plusieurs espèces où elles peuvent avoir des développements variés, ce n'est que Balbiani (1885) qui les interprète comme des prolongements de l'enveloppe de la gonade. Du Bois (1932) exprime

des doutes sur la nature ectodermique ou mésodermique de ces formations chez *Sciara*.

Ces formations ont été très souvent interprétées comme les ébauches des voies génitales, mais je reviendrai plus loin sur cette question.

Quant à l'origine de cette tunique, je peux donc dire qu'elle est le produit d'une différenciation des cellules les plus superficielles des bandes mésodermiques, soit au niveau des gonades, soit le long des deux portions de ces bandes ; elles ne donnent pas seulement l'enveloppe du testicule, mais aussi celle des corps gras.

L'assertion de Brüel n'est pas tout à fait juste, puisque cette tunique se forme avant que les cellules adipeuses soient différenciées; mais elle n'en contient pas moins une part de vérité, si l'on se souvient du fait que, après la différenciation des gonades et de la musculature, toutes les cellules mésodermiques deviennent des cellules adipeuses.

D'ailleurs, bien que ce ne soit pas le cas chez la Drosophile, la nature adipeuse des cellules de cette tunique n'est pas exclue. Je l'ai vérifiée justement chez *Dacus oleae* (Aboïm, 1944) où, au cours de la métamorphose, la tunique externe commence par être formée de cellules adipeuses plus petites que celles du corps gras: ces cellules s'aplatissent peu à peu, leurs vacuoles deviennent toujours plus petites et plus rares, et aboutissent finalement à une tunique tout à fait identique à celle de la Drosophile.

La tunique externe du testicule est, ainsi, une formation mésodermique entièrement distincte du tissu même de la gonade: elle est plus proche du tissu adipeux, et elle est même susceptible, en certains cas, de former de la graisse. Ce serait là peut-être l'origine de la pigmentation caractéristique de cette tunique.

b) *Origine et signification des cellules apicales, des cellules interstitielles et des cellules nourricières.*

C'est Geigy (1931) qui le premier a décrit, dans l'apex du testicule de la Drosophile, à tous les stades de développement, un groupe de petites cellules qu'il a nommées « cellules apicales ». Ces cellules ont été déjà décrites au cours du présent travail (p. 73).

Après la mise en évidence par Verson de l'existence d'une cellule géante particulière dans l'apex du testicule de *Bombyx mori*, c'est Cholodkowsky (1892) qui a vu, pour la première fois, plu-

sieurs cellules, ou plutôt un syncytium (1905), au même endroit des testicules des Diptères de la famille des *Asilidae*. Cholodkowsky pense que cette formation est comparable à la « cellule de Verson » et la nomme « cellule apicale ». En se bornant toujours à observer des testicules imaginaux, il a trouvé chez *Musca*, *Sarcophaga* et *Scatophaga*, seulement des vestiges de cette cellule. Keuchenius (1913), lui aussi, n'a trouvé que les mêmes vestiges dans les testicules adultes de certains Diptères de la famille des *Syrphidae*. Metz et Nonidez (1921) ont confirmé les observations de Cholodkowsky chez *Asilus*, mais ils parlent d'une structure pluricellulaire plutôt que syncytiale. Au contraire, Frible (1930) n'a trouvé qu'une cellule géante, chez *Psychoda alternata*. Et, finalement j'ai observé plusieurs de ces cellules, non géantes, dans les testicules nymphaux de *Dacus oleae* (Aboïm, 1944).

Il semble donc qu'une telle formation, sous une forme ou sous une autre, doit être constante dans l'extrémité céphalique des testicules des Diptères, sinon des Insectes, à toutes leurs phases de métamorphose. Si sa présence n'a pas été constatée en beaucoup d'espèces étudiées, c'est parce qu'on a examiné presque toujours des testicules adultes où, en général, il n'y en a, semble-t-il, que des vestiges qui peuvent passer complètement inaperçus.

Toutefois Geigy voit dans ses « cellules apicales » une formation tout à fait distincte de la « cellule de Verson ». Il est évident que les « cellules apicales » de Geigy et la « cellule de Verson », telle qu'elle a été décrite par cet auteur, n'ont apparemment d'autres analogies que celle de leur localisation. Mais, puisque plusieurs aspects de ce qui semble être toujours la même formation — un seul élément géant, un syncytium, plusieurs éléments géants, moyens ou petits — ont été signalés chez plusieurs Diptères, on est tenté d'admettre une homologie entre les « cellules apicales » de la Drosophile et toutes les « cellules apicales » des autres espèces.

En ce qui concerne l'origine de cette formation, c'est Toyama (1894), le premier, qui en présente une suggestion. Pour cet auteur, la cellule de Verson de *Bombyx mori* serait une différenciation de certaines cloisons de tissu conjonctif envoyées à l'intérieur du testicule, par la paroi de celui-ci. Tichomirow, en 1898, émet une opinion identique. Par contre, Grünberg (1903), d'après ses recherches portant elles aussi sur *Bombyx mori*, voit dans la cellule de Verson une spermatogonie qui n'a pas subi l'évolution germinale. Plus

récemment, Friele (1930) affirme aussi que la cellule apicale de *Psychoda alternata* se forme au cours de la vie larvaire aux dépens de certaines spermatogonies différenciées dans ce sens.

Pour ma part, je suis en mesure d'affirmer, en premier lieu, que l'origine germinale des cellules apicales est contestée par les recherches expérimentales de Geigy (1931) et par les miennes qui font l'objet du présent travail. En effet, j'ai montré que les testicules des sujets issus d'œufs dont les initiales sexuelles ont été électivement détruites, présentent, depuis le stade larvaire jeune, un groupe de cellules apicales tout à fait identique à celui des testicules normaux. Ces cellules persistent jusque dans le testicule imaginal, après avoir subi, au cours de la nymphose, des variations de nombre et de grandeur que je ne suis pas parvenu à apercevoir dans le testicule normal. Il est, en conséquence, bien évident que les cellules apicales ont une origine mésodermique; à ce point de vue, elles n'ont rien à voir avec les cellules germinales.

Et maintenant il me faut considérer une autre sorte d'éléments eux aussi toujours présents dans les testicules des Insectes: les cellules interstitielles.

Ces cellules, en général représentées par des bandes protoplasmiques, ont été trouvées dans toutes les espèces étudiées; elles séparent les uns des autres, les groupes d'éléments germinaux. Cependant, chez la Drosophile, ce ne sont que Stern (1941) et Gloor (1943) qui en font mention. Huettner (1930), tout en niant l'existence d'éléments interstitiels, en figure quelques rudiments, et Kerkis (1933) les représente convenablement.

J'ai déjà fait, de ces cellules, une description aussi détaillée que possible dans le testicule normal, et j'ai montré leur évolution dans le testicule agamétique. J'aborderai maintenant le problème de leur origine et de leur signification.

Qu'il s'agisse là d'éléments mésodermiques, c'est bien la seule conclusion possible une fois que j'ai montré leur présence dans les testicules qui ont été formés en l'absence complète de cellules polaires. Ceci prouve que l'assertion de Friele (1930) d'après laquelle les bandes plasmatiques de *Psychoda* seraient des spermatogonies dégénérées, n'a aucun fondement.

Le fait de l'existence, chez la Drosophile, de grandes connexions entre les cellules interstitielles et la tunique propre du testicule permet de penser que ces cellules-là sont des expansions de cette

tunique. C'est, d'ailleurs, l'opinion de TICHOMIROW (1898), de CHOLODKOWSKY (1905) et de KEUCHENIUS (1913). Mais, dans les testicules agamétiques de *Drosophila* (fig. 32 et 33), on voit parfaitement que ces deux formations ont des aspects entièrement différents. C'est en tout cas dans le testicule nymphal de *Dacus oleae* (ABOÏM, 1944) que j'ai pu suivre et interpréter, en toute netteté, l'évolution des cellules interstitielles. Chez la Drosophile, les rapports entre ces cellules et la tunique interne sont très intimes parce que les groupes de cellules germinales sont bien définis mais n'ont pas l'aspect d'indépendance des cystes typiques des testicules d'autres Diptères. Chez *Dacus oleae*, par contre, les cystes limités par les cellules interstitielles, comme je l'ai montré alors, sont clairement distincts les uns des autres et de la tunique propre. C'est dans cette espèce que l'on remarque le mieux que cellules interstitielles et tunique interne sont deux formations complètement indépendantes. Seulement, dans la zone de croissance, où il n'y a pas de cystes, les cellules interstitielles sont en rapport avec la tunique interne; mais dans ce cas et dans celui de la Drosophile, ces connexions peuvent exister sans qu'il y ait forcément une parenté entre les deux tissus.

J'ai de plus remarqué, également chez *Dacus oleae*, dans la partie postérieure du groupe des cellules apicales, la présence de quelques noyaux graduellement plus aplatis qui prennent peu à peu l'aspect des noyaux des cellules interstitielles. A cet endroit, le nombre de ces dernières subit des fluctuations périodiques, ce qui peut révéler l'existence de périodes d'épuisement alternant avec des périodes de formation de nouveaux éléments.

Ces deux derniers faits me portent à penser que les cellules interstitielles prennent leur origine des cellules apicales, et je crois pouvoir appliquer cette conclusion au cas de la Drosophile. C'est d'ailleurs l'avis formulé par GLOOR (1943) au sujet de cette espèce, sans qu'il ait pu, cependant, en fournir la preuve.

J'ai montré aussi comment, chez *Dacus oleae*, les cellules interstitielles qui forment la paroi des cystes, évoluent jusqu'à la formation des cellules nourricières des spermatozoïdes. Sur ce point, mes observations et mes conclusions coïncident avec celles de TICHOMIROW (1898) établies sur *Bombyx mori*.

J'ai observé que, dans les testicules agamétiques de la pupe de *Drosophila*, les cellules interstitielles finissent par former

une couche épithéliale autour de la lumière du testicule (fig. 33). La grandeur extraordinaire de ces cellules et la structure de leurs noyaux sont vraiment remarquables. GEIGY (1931) les a aussi observées dans les testicules agamétiques imaginaux; il les trouve tout à fait comparables aux cellules nourricières des testicules normaux, ce que je ne peux qu'appuyer.

J'ai constaté encore que le cytoplasme des cellules interstitielles du testicule normal de *Drosophila melanogaster* est réticulé, et que celui des mêmes cellules du testicule agamétique est vacuolisé. Les mailles et les vacuoles de ces cellules représentent probablement les espaces occupés par des inclusions dissoutes au cours de la technique histologique, ce qui semble indiquer qu'elles sont destinées à devenir des cellules nourricières.

Il semble donc résulter des expériences d'agamétie chez la Drosophile, et de mes observations sur *Dacus*, que l'origine des cellules nourricières des spermatozoïdes peut être considérée comme éclaircie: elles proviennent des cellules interstitielles qui elles-mêmes naissent des cellules apicales.

Ces trois catégories d'éléments testiculaires, tous d'origine mésodermique, représentent donc trois étapes de l'évolution d'une même lignée cellulaire: la première est celle des cellules apicales formées directement de la différenciation de quelques cellules mésodermiques de la gonade embryonnaire; la deuxième est celle des cellules interstitielles qui doivent accompagner chaque groupe germinal depuis sa formation dans la zone spermatogoniale jusqu'au stade de spermatozoïdes; et la troisième est celle des cellules nourricières qui sont simplement les cellules interstitielles pleines de substances venues des corps gras entourant le testicule.

c) *Signification des cellules des canaux et origine des vasa efferentia.*

J'ai dit, à propos des prolongements de la tunique externe du testicule, que les cordons formés par eux à l'extrémité postérieure de la gonade, ont été très souvent considérés comme les ébauches des voies génitales. Par suite, les partisans de cette interprétation accordaient, en général, une origine mésodermique aux spermiductes pairs. C'est par exemple le cas de WEISMANN (1864), NUSSBAUM (1882), PALMEN (1884), WITLACZIL (1884), etc.

Mais, ainsi que GANIN (1869) l'avait déjà fait pour les Hyme-

noptères, Brüel (1897) a démontré chez *Calliphora* l'origine ectodermique des *vasa efferentia*; il a montré que les cordons génitaux de la larve, c'est-à-dire les prolongements de la tunique externe de la gonade, s'atrophient au cours de la nymphose. Plus tard Friele (1930), après l'étude de l'appareil génital de *Psychoda alternata*, arrive aux mêmes conclusions que Brüel.

La possibilité, en tout cas, d'une origine mésodermique des *vasa efferentia*, bien qu'au moyen d'une autre formation, n'a pas été définitivement écartée.

En fait, Geigy (1931) a trouvé, pour la première fois, dans l'extrémité postérieure du testicule larvaire de la *Drosophile*, un groupe de cellules à caractères particuliers, qu'il a appelées cellules des canaux. Cette désignation est due au fait que cet auteur a cru voir dans cet amas l'ébauche du spermiducte pair.

Mais en même temps, Dobzhansky (1931) a montré que les *vasa efferentia* se développent à partir d'un disque imaginal donnant également naissance au spermiducte impair et aux deux prostates.

Gleichauf (1936) donne, au cours de son travail sur la Drosophile, une explication toute proche de celle de Dobzhansky, mais beaucoup plus complète. Cet auteur fait intervenir trois disques imaginaux: un qui est l'origine du *vas deferens*, et deux autres dont chacun forme, par sa pointe caudale, une prostate, et, par sa pointe céphalique, un spermiducte pair. Il affirme en tout cas que les « cellules des canaux » de Geigy prolifèrent et forment un petit canal qui se met en rapport avec le spermiducte pair issu du disque imaginal correspondant. Pour cet auteur, ce petit canal constitue la « pièce terminale » du testicule. Il y aurait donc une petite partie du conduit génital pair qui serait d'origine mésodermique.

Stern et Hadorn (1939) ainsi que Gloor (1943) repoussent la conclusion de Geigy, mais ils ne disent rien de la signification possible des cellules des canaux. Stern (1941) les appelle même « épithélium terminal », et Gloor propose le nom de « cellules de la calotte ».

J'ai suivi dans tous ses détails l'évolution des cellules des canaux, et j'ai remarqué leur comportement au moment même où se fait la liaison du testicule avec le spermiducte pair. Sur l'origine de celui-ci, mes observations sont tout à fait d'accord avec celles de Dobzhansky et de Gleichauf.

Sur le comportement des cellules des canaux, je peux affirmer que, jusqu'au moment de leur fusion avec le spermiducte (fig. 13), il n'y a aucune prolifération de la part de celles-ci, qui soit de nature à former un canal terminal. Cependant, ce fait n'exclut aucunement la possibilité pour l'interprétation de GLEICHAUF de trouver une confirmation dans la suite du développement du testicule.

J'ai en effet bien constaté la difficulté, voire l'impossibilité, de distinguer après cette fusion entre cellules des canaux et *vasa efferentia;* ceci est dû à l'identité de structure de la partie terminale du testicule et du petit canal qui termine céphaliquement la vésicule séminale. Devant cette impossibilité de marquer les limites communes du testicule et du spermiducte pair, on ne peut pas établir si, après leur fusion, les cellules des canaux ont proliféré ou non de manière à former un petit canal ou pièce terminale du testicule. En tout cas, l'aspect tubulaire que ce tissu prend dans le testicule agamétique de la pupe vieille, peut être une indication de ce qu'il deviendra dans le testicule normal.

Mais ce sont de nouveau mes observations sur *Dacus oleae* (ABOÏM, 1944) qui m'ont aidé à prendre position à ce sujet.

On ne constate, dans le testicule de cette Mouche, avant la fusion avec le spermiducte pair, la présence d'aucun élément analogue aux « cellules des canaux » de la Drosophile. Le testicule est limité à l'extrémité postérieure comme il l'est sur toute sa surface, par ses deux tuniques minces. Mais, après la fusion du spermiducte, j'ai pu observer que la partie proximale du spermiducte a le même aspect que la partie terminale du testicule de la Drosophile formée par les cellules des canaux. Dans les deux cas, c'est une sorte d'entonnoir à trois assises cellulaires qui permet la communication de la gonade avec le canal pair. Les cellules de chacune de ces assises chez *Dacus oleae* sont tout à fait identiques à celles des assises correspondantes chez *Drosophila.*

Cela montre que cet entonnoir peut devoir son origine soit à l'extrémité postérieure du testicule, soit à la partie craniale de l'ébauche ectodermique du spermiducte pair; la réalisation de chacune de ces deux possibilités dépend des espèces. Je pense encore que si l'on fixe, pour n'importe quelle espèce, la limite postérieure du testicule au bout de la lumière remplie de cellules germinales — tout ce qui peut se trouver en arrière, appartenant au spermiducte

pair — la formation en entonnoir citée constitue dans tous les cas une partie du *vas efferens*.

Devant ces faits, l'origine ectodermique ou mésodermique des *vasa efferentia* est de nouveau partiellement mise en question. Il résulte, en effet, des conclusions précédentes, que, chez la Drosophile, la partie proximale de ces conduits est d'origine mésodermique, tandis que tout le reste est d'origine ectodermique; chez d'autres espèces tout le spermiducte est purement ectodermique.

Il serait intéressant de vérifier si cette double nature des *vasa efferentia* est le fait exclusif de *Drosophila* ou si elle caractérise d'autres Diptères. D'après HEBERDEY (1931) l'origine ectodermique ou mésodermique des conduits génitaux, mâles ou femelles, ne se présente pas sous le même aspect dans tous les groupes d'Insectes.

Me basant sur les faits que je viens d'exposer, le nom de « cellules des canaux » me semble approprié. Ce nom ne représente plus l'idée initiale de son auteur, mais il contient encore une part importante d'exactitude: ces cellules donnent les « canaux » terminaux des testicules ou, plutôt, les « canaux » proximaux des *vasa efferentia*.

3. OVAIRE.

a) *Origine de la tunique.*

L'ovaire larvaire de la Drosophile a aussi une tunique (p. 76) que je considère comme homologue de la tunique externe du testicule.

Cette enveloppe a été mentionnée, pour la première fois, par GEIGY (1931). Mais, tandis que cet auteur la considère comme une membrane sans structure, je la considère comme une expansion lamelliforme de cellules adipeuses situées près des pôles de la gonade.

Ces cellules sont typiquement adipeuses, soit par leurs vacuoles, soit par la structure du noyau; elles sont seulement plus petites que celles du corps gras. Elles prennent des formes triangulaiers dont les pointes amincies forment l'enveloppe qui entoure l'ovaire et se prolonge le long des corps gras. Cela est parfaitement identique à ce que l'on peut observer dans la tunique externe du testicule: ces prolongements forment en effet eux aussi, près du pôle postérieur, des cordons qui se perdent entre les cellules adipeuses.

L'origine de cette tunique est exactement la même que celle de la tunique externe du testicule: des cellules mésodermiques embryonnaires qui s'aplatissent autour de la gonade et au long des bandes qui donneront les corps gras. Mais, dans le cas de l'ovaire, ces cellules conservent la capacité de produire de la graisse.

Toutefois, il y a des espèces où la tunique de l'ovaire est une formation amorphe. C'est le cas de *Dacus oleae* (Aboïm, 1944). Chez *Psychoda alternata* (Koch, 1929) ce seraient les nombreuses branches trachéennes qui formeraient cette tunique.

Il semble qu'il s'agisse d'une seule formation se présentant sous plusieurs formes soit dans les gonades mâle et femelle d'une même espèce, soit dans les mêmes gonades d'espèces différentes. Dans certains cas, celui du testicule de *Dacus oleae* et celui de l'ovaire de *Drosophila melanogaster*, elle garde la capacité de produire de la graisse, ce qui est une propriété des bandes mésodermiques d'où elle a pris son origine.

Mais, tandis que la tunique externe du testicule est, chez n'importe quelle espèce, une formation permanente qui finit par faire partie intégrale de la paroi de la gonade et des *vasa efferentia*, celle de l'ovaire, au moins chez les trois espèces considérées, s'atrophie et disparaît peu avant la jonction de la gonade à l'oviducte.

b) *Origine des éléments de l'ovaire adulte.*

La description de l'ovaire de la Drosophile qui s'apparente le plus à celle que je fais dans le présent travail est celle de Geigy (1931). Cet auteur a déjà observé, dans l'ovaire de la larve d'âge moyen, une division en deux zones tout à fait identiques à celles que j'ai vues aussi. Toutefois, pour cet auteur, l'ovaire larvaire reste « un mélange encore inanalysable d'éléments germinaux et de cellules mésodermiques, dans lequel une certaine orientation structurale commence seulement à s'ébaucher ». Au cours de la nymphose, il parle d'une sorte de sériation de cette masse cellulaire, marquée par l'apparition de cordons longitudinaux, eux-mêmes constitués par des cellules plates empilées les unes sur les autres. Des traînées d'un tissu que cet auteur appelle *mésenchyme* pénètrent dans les espaces entre les cordons et les enveloppent de toute part. Les cordons sont les filaments terminaux des futurs tubes ovariques, et le mésenchyme représente le tissu qui remplit le reste de la gonade.

Kerkis (1933) a repris cette question mais, d'après la description qu'il en donne, il ressort le point de vue suivant : il n'y a dans l'ovaire larvaire que de grandes ovogonies qui remplissent la partie centrale de la gonade, et de petites ovogonies qui en forment la périphérie. De la formation des tubes ovigères, il dit seulement qu'elle commence vers la fin du 3e jour de vie larvaire (!) ; cette formation commence dans un pôle et progresse graduellement vers l'autre.

Gleichauf (1936) n'a pas remarqué non plus, dans la gonade larvaire, les deux zones citées par Geigy ; il existe en effet deux types cellulaires distincts, mais ils sont tellement mélangés dans la gonade qu'il n'y a pas lieu de parler de deux régions. Un peu avant la nymphose, les cellules les plus grandes s'entourent de tissu mésenchymateux, et cela marquerait le début de la formation des ovarioles.

Cependant, mes images d'ovaires de larves d'âge moyen, m'ont montré très nettement les deux zones de Geigy. J'ai même pu remarquer une disposition particulière des cellules de la zone antérieure (p. 78). Ces faits ont été confirmés par l'étude d'ovaires agamétiques du même âge. La différence de disposition et de colorabilité des cellules des deux régions est dans ce cas encore plus nette. J'ai pu aussi conclure, par l'examen de ces gonades sans cellules sexuelles, que les cellules rondes postérieures les plus petites, dont Geigy a hésité à établir la nature, sont des cellules mésodermiques.

Que les deux régions subissent une évolution simultanée mais différente, je l'ai déjà montré par l'étude de l'ovaire larvaire et nymphal des sujets normaux et agamétiques. J'ai montré comment les tubes ovariques se différencient graduellement à partir de la pointe du filament terminal jusqu'à l'extrémité du filament postérieur, aux dépens des cellules de la région postérieure (tissu des ovarioles). J'ai montré aussi comment les traînées de tissu antérieur (ébauche du tissu interstitiel) s'infiltrent entre les ovarioles au fur et à mesure que ceux-ci s'individualisent ; ces traînées forment alors la membrane péritonéale des tubes ovigères, le tissu interstitiel et la membrane péritonéale de l'ovaire.

Ce type d'évolution histologique n'est pas particulier à la Drosophile ; je l'ai retrouvé parfaitement identique chez *Dacus oleae* (Aboïm, 1944). Il n'a jamais été décrit chez d'autres Insectes,

mais, d'après certaines descriptions de l'évolution de l'ovaire de quelques autres Diptères, il me semble que de nouvelles études pourront révéler son existence également dans des espèces autres que celles étudiées par moi.

Ainsi VERHEIN (1920) qui a étudié l'évolution de l'ovaire de *Musca vomitoria*, *M. domestica* et *Sarcophaga carnaria*, dit que l'ébauche de l'ovariole est formée de trois types cellulaires: dans la partie antérieure, il y a des cellules placées transversalement qui donneront plus tard l'ébauche du filament terminal; le tube ovigère lui-même est rempli de grandes cellules qui sont les ovogonies; et à côté de celles-ci se trouvent d'autres cellules petites et situées longitudinalement, qui sont les futures cellules folliculaires.

Si l'on examine attentivement la figure à laquelle correspond la description de VERHEIN, on y trouve beaucoup de faits semblables à ceux que j'ai observés. En effet, les cellules antérieures auxquelles cet auteur attribue l'origine des filaments terminaux rappellent parfaitement celles qui constituent l'ébauche du tissu interstitiel de l'ovaire de la Drosophile; elles leur ressemblent par leur forme aplatie, par leur noyau foncé, et par leur disposition en rangées, en partie transversales et en partie longitudinales: ces dernières forment même une bande étroite entre les ébauches des ovarioles ce qui correspond au tissu interstitiel de la Drosophile. Les petites cellules considérées par le même auteur, comme étant l'origine de l'épithélium folliculaire, seraient alors les cellules du tissu des ovarioles. L'auteur, dans une autre figure, représente les enveloppes des ovarioles et de l'ovaire, séparées par un tissu de trachées dont il ne mentionne ni l'origine, ni le mode de formation.

KOCH (1929) a aussi étudié en détail l'évolution de l'ovaire de *Psychoda alternata*. Chez la larve jeune, cette gonade est formée principalement de cellules germinales; la périphérie est constituée par une couche de cellules petites qui se multiplient rapidement et pénètrent entre les cellules germinales. Cet auteur appelle celles-ci c e l l u l e s i n t e r s t i t i e l l e s. L'auteur remarque que tous ces éléments prennent, un peu plus tard, une disposition particulière. Ainsi, le pôle antérieur de l'ovaire est occupé exclusivement par des cellules interstitielles qui se disposent en anneaux; en arrière, se trouvent plusieurs cellules germinales petites. La plus grande partie de la moitié postérieure est remplie de rangées longitudinales de grandes cellules germinales, chacune étant entourée de cellules interstitielles.

Enfin, dans le pôle postérieur, ne se trouve que des cellules interstitielles. La suite de cette évolution est marquée par les faits suivants: Tandis que les cellules interstitielles du pôle postérieur donnent le calice, toutes les autres cellules interstitielles, même celles du pôle antérieur, finissent par entourer les cellules germinales dont chacune donne naissance à un tube ovigère. Chaque ovariole est couvert de deux files de cellules interstitielles: celle qui se trouve à l'intérieur forme l'épithélium folliculaire interne; l'autre forme l'épithélium folliculaire externe. Le premier produit les filaments terminal et postérieur. Les espaces entre les tubes ovariques sont remplis de cordons plasmatiques enfermant plusieurs noyaux de cellules interstitielles; c'est le syncytium interstitiel qui dégénère ensuite. Ce synctium est remplacé, chez la pupe, par les nombreuses trachées qui forment, initialement, la paroi de l'ébauche de la gonade.

Or, les cellules interstitielles du pôle antérieur me semble correspondre à l'ébauche du tissu interstitiel tel que je l'ai déjà défini. Ce tissu serait alors la source de l'épithélium folliculaire externe — c'est-à-dire de la membrane péritonéale des ovarioles — et du syncytium interstitiel (tissu interstitiel). L'auteur considéré ne parle pas d'une membrane péritonéale de l'ovaire. Tout le reste du tissu ovarique correspondrait au tissu des ovarioles de *Drosophila melanogaster* et de *Dacus oleae* formant les tubes ovariques et le calice.

Pour éclaircir spécialement le mode de formation des différents éléments de l'ovaire, des recherches portant sur plusieurs espèces doivent être faites.

Il me reste encore à discuter deux faits concernant la structure de l'ovaire.

Il s'agit d'abord de l'origine des cellules folliculaires. Verhein (1920) a affirmé que cellules folliculaires et cellules du filament terminal ont une origine commune, mais qu'elles se différencient indépendamment les unes des autres. Comme je l'ai déjà dit, de l'avis de cet auteur, les cellules folliculaires sont formées des petites cellules situées longitudinalement à côté des ovogonies.

Geigy (1931) n'est pas d'accord avec Verhein car il n'a jamais trouvé que des ovogonies dans la chambre germinative des ovarioles de la Drosophile. Il fait dériver les cellules folliculaires des cellules plates des filaments terminaux.

Toutefois, j'ai vu d'autres cellules que les ovogonies, dans les chambres germinatives des ovarioles de *Drosophila* ; il y a des cellules mésodermiques qui proviennent directement des cellules du tissu des ovarioles, après la formation des filaments terminaux. La présence de ces cellules a été constatée aussi par Guyénot et Naville (1933) qui, en tout cas, sont d'accord avec Geigy en ce qui concerne leur origine. D'autre part, Naville (1932) et Guyénot et Naville (1933) voient dans les cellules du filament terminal non seulement les cellules mères du revêtement interne de l'ovariole (futures cellules folliculaires), mais aussi les cellules mères des ovogonies.

Déjà Gross (1903) avait montré qu'il ne pourrait pas être question d'une fonction germinale du filament terminal. Mais c'est Geigy (1931) qui le premier en a apporté la preuve expérimentale. Les ovaires imaginaux agamétiques qu'il a obtenus avaient des ovarioles rudimentaires avec un filament terminal. Il ne pourrait donc subsister aucun doute sur l'origine mésodermique du filament terminal. Je viens moi-même de confirmer cette conclusion.

c) *Transport des substances nourricières.*

J'ai signalé qu'à la fin du premier jour de nymphose, il existe dans l'ovaire, entre les cellules du tissu des ovarioles et entre celles du tissu interstitiel, des gouttelettes d'albumine. Un peu plus tard, outre ces gouttelettes, on observe aussi dans les mailles du tissu interstitiel, de grandes boules de protéine. Ces formations sont tout à fait semblables à celles qui, en grand nombre, occupent les corps gras.

Geigy (1931) a aussi remarqué, au cours de la nymphose, des sphérules sidérophiles parfois très nombreuses et grosses, à la base de l'ovaire et entre les tubes ovigères. Cet auteur pense qu'il s'agit probablement de corps de nature lipoïdique et qu'ils seraient l'expression d'un changement survenu dans le métabolisme général de l'ovaire. Mais par suite même des techniques histologiques utilisées par l'auteur, il ne pourrait nullement s'agir de graisse quelle qu'en fût la nature.

D'après ce que l'on peut voir sur les figures données par Geigy, ces corps sont bien ceux que j'ai trouvés aussi. Dans mes préparations ils se présentent toujours comme éosinophiles, mais d'après ce que l'on sait sur les produits protéiques des corps gras des Insectes (Schmieder, 1928), ils peuvent être basophiles ou acidophiles.

A mon avis, ces corps proviennent des cellules adipeuses envi-

ronnantes qui se présentent sous des degrés variables de désagrégation. Ils pénètrent dans le tissu ovarique, transportés par l'hémolymphe. Cependant, la forme sous laquelle ils sont transportés ne m'est pas connue. Parfois j'ai eu l'impression que même les grandes gouttes traversent la paroi de l'ovaire sans se dissoudre. C'est cependant un peu difficile à comprendre parce que, dans ce cas, il faudrait que la paroi ovarique fût, non pas une membrane continue, mais un réseau. D'un autre côté, si l'on admet que ces gouttes se dissolvent afin de pénétrer dans l'ovaire, il faut admettre aussi qu'elles se reforment immédiatement après leur passage, sous leur aspect précédent. Mais comme elles doivent traverser encore la membrane péritonéale des ovarioles pour pénétrer dans l'espace de ceux-ci, il faut qu'elles subissent de nouveau le même cycle de transformations.

Chez *Dacus oleae* (Aboïm, 1944) il n'y a aucun doute que les gouttes d'albumine sont préalablement dissoutes dans l'hémolymphe. Ces gouttes ne sont même jamais appliquées contre la surface de la gonade; elles en sont séparées par une couche lymphatique très éosinophile, dans laquelle l'albumine est versée. On retrouve cette lymphe colorée par l'éosine, dans les mailles du tissu interstitiel et dans tout l'espace qui entoure les ovarioles. Il n'y a jamais reconstitution des gouttes dans l'ovaire. Peut-être à cause des membranes péritonéales parfaitement épithéliales, l'albumine est forcée de les traverser par osmose ?

Il est possible que, chez la Drosophile, les gouttes d'albumine, entraînées par le courant lymphatique, traversent, sans se dissoudre, tout le tissu interstitiel par les mailles de celui-ci; mais il est aussi possible que les corps existant à l'intérieur de l'ovaire doivent leur aspect à une coagulation, par suite du fixateur, des substances protéiques dissoutes dans la lymphe.

J'ai remarqué la présence des mêmes gouttes dans les ovaires nymphaux agamétiques. Geigy dit que les corps sidérophiles de l'ovaire nymphal normal n'existent pas dans l'ovaire agamétique. Mais cet auteur n'a vu que des ovaires agamétiques imaginaux qui n'ont plus, en effet, aucune inclusion protéique.

Le fait que l'on retrouve ces formations dans l'espace qui entoure chaque ovariole, me fait penser que leur substance intervient non seulement dans la construction du tissu ovarique, mais aussi dans la vitellogénèse.

Il me semble très probable maintenant que, avant de pénétrer dans l'ovariole, les gouttes d'albumine doivent subir une dissolution. En effet, la masse éosinophile signalée autour des tubes ovariques peut représenter l'hémolymphe après la dissolution de l'albumine; on voit même que le nombre et les dimensions des gouttes et des vacuoles existant dans cette masse, diminuent graduellement. Ce n'est que la présence de noyaux dans cette masse qui vient compliquer cette interprétation. Quelle est l'origine de ces noyaux ? Je n'ai rien trouvé de semblable dans l'ovaire de *Dacus oleae*. Que signifient-ils ?

Ainsi que je l'ai dit, ce syncytium forme d'abord une sorte de membrane au long des ovarioles; plus tard, cette membrane se réduit considérablement; à la fin de la nymphose il n'en reste que quelques vestiges. Une évolution identique a été observée dans les ovaires agamétiques.

Il semble donc qu'il s'agisse d'une formation temporaire; il se peut que ce soit un syncytium trophique. Mais où prendrait-il son origine ?

Quoi qu'il en soit, les substances nourricières, albumine et graisse, dissoutes dans l'hémolymphe, doivent traverser ce syncytium pour pénétrer dans les cellules folliculaires; celles-ci les rendront aux cellules nourricières où le vitellus est formé pour passer dans l'ovocyte (Verhein, 1920).

Une interprétation identique a été formulée par Koch (1929) au sujet de la vitellogénèse chez *Psychoda alternata*.

4. Considérations générales sur les rapports entre les parties germinale et somatique des gonades.

Geigy (1931) a déjà pu affirmer que les cellules polaires des Insectes ne sont que les initiales exclusives des éléments de la spermatogénèse et de l'ovogénèse. Elles sont formées à un stade très précoce du développement, et cet auteur a très justement présenté la principale conclusion qui se dégage de ses expériences, comme un exemple remarquable de la théorie de la continuité du plasma germinatif de Weismann.

Mes expériences ont pu éliminer d'une façon catégorique les quelques réserves que les résultats de Geigy pourraient susciter, réserves que j'ai mentionnées dans l'introduction du présent

travail. Elles confirment et complètent pleinement celles de GEIGY.

Il n'est, par conséquent, pas nécessaire que j'insiste sur la signification des cellules polaires. Par contre, je veux analyser, d'après mes études histologiques des gonades agamétiques en tous les stades de leur développement, les rapports entre cellules germinales et cellules mésodermiques.

L'indépendance d'origine des parties germinale et somatique des gonades se confirme-t-elle aussi dans une indépendance morpho-physiologique des mêmes parties au cours du développement ?

Je vais essayer de répondre, au moins en partie, à cette question.

a) *Action du germen sur le soma.*

J'ai déjà affirmé que, malgré l'absence totale de cellules polaires, le mésoderme latéro-dorsal du 10e segment de l'embryon, se différencie en une ébauche de gonade. Il importe maintenant de remarquer que cela se passe précisément au même moment et au même endroit où se forment, dans les embryons normaux, les ébauches des gonades typiques.

Si l'on considère une autre étape du développement, on distingue déjà chez la larve âgée d'un jour au maximum, les deux types sexuels de gonades; dès ce moment on peut parler du testicule agamétique et de l'ovaire agamétique. La différenciation sexuelle des gonades purement somatiques se réalise à peu près en même temps que celle des gonades normales; ce fait est remarquablement frappant quand on a affaire à une agamétie unilatérale. On peut dire encore que, comme dans le cas normal, l'ovaire agamétique est à ce moment-là, dans un stade à peu près embryonnaire, tandis que le testicule agamétique a déjà une organisation interne dans laquelle on peut reconnaître toutes les catégories cellulaires représentées dans le testicule normal.

Cette différenciation sexuelle des gonades sans cellules germinales, tout en s'effectuant au même moment que celle des gonades fertiles, se trouve être également, dans une certaine mesure, la conséquence d'une avance de l'évolution du testicule sur celle de l'ovaire. Comme nous l'avons vu, cette avance du testicule agamétique par rapport à l'ovaire, reste la même pendant tout le développement, comme dans le cas des gonades normales.

Cependant, l'ovaire dépourvu d'éléments germinaux réforme son organisation interne, et ceci à la fin du 3e jour de vie larvaire comme dans l'ovaire normal. Et la nouvelle structure est complètement identique dans les deux cas.

On assiste jusqu'à la fin de la métamorphose à une évolution parfaitement normale du testicule et de l'ovaire agamétiques. Dans le testicule se produisent les mêmes modifications du groupe des cellules des canaux jusqu'à leur fusion avec le spermiducte pair; cette fusion s'effectue également au même âge que chez les sujets non irradiés. Dans l'ovaire se succèdent toutes les phases de l'organisation des tubes ovigères avec leurs trois segments principaux, et de la formation des membranes péritonéales, du tissu interstitiel et des trachées; il n'y manque même pas le transport des gouttes d'albumine jusqu'aux ovarioles, ni la formation et la régression du syncytium trophique.

Ainsi, tout se passe dans le développement des gonades agamétiques comme si les cellules germinales étaient entièrement étrangères à ce développement. Les initiales sexuelles ne jouent aucun rôle dans la genèse des ébauches des gonades; elles ne se dirigent même pas par un moyen qui leur serait propre vers l'endroit où elles doivent être logées par ces ébauches: elles doivent être transportées; elles ne sont pour rien non plus dans l'évolution de ces ébauches. Si ces cellules sont indispensables à la propagation de l'espèce, elles ne jouent, en tout cas, aucun rôle actif dans l'organisation de l'individu auquel elles appartiennent.

Telle est la conclusion qui semble se dégager des faits que je viens de résumer, et cela se trouve en complète opposition avec ce qui a été établi chez les Oiseaux.

Mais si l'on analyse de plus près tous les résultats de mes recherches, on acquiert la conviction que tout n'est pas parallélisme et synchronisme entre le développement des gonades agamétiques et celui des gonades normales.

Il y a, d'abord, de considérables différences de dimensions entre les gonades agamétiques et les gonades normales correspondantes; ces différences sont de plus en plus importantes au fur et à mesure que le développement approche de son terme. Cela ne semble pas particulièrement étonnant, puisque c'est à l'énorme multiplication et croissance des cellules germinales que les gonades normales doivent leurs grandes dimensions. Cela explique d'une part pour-

quoi la tunique externe du testicule agamétique atteint l'épaisseur que GEIGY (1931) et moi-même avons signalée; et pourquoi, d'autre part, la tunique interne de la même gonade présente un aspect presque épithélial, tandis que dans le testicule normal ses noyaux sont tellement écartés que l'on a considéré très souvent cette tunique comme une formation anhiste. Ceci explique encore pourquoi les membranes péritonéales de l'ovaire et de l'ovariole sont, dans les ovaires agamétiques, de vraies bandes épithéliales; et pourquoi aussi les trachées du tissu interstitiel sont tellement serrées qu'elles donnent l'impression d'être beaucoup plus nombreuses que dans les ovaires normaux.

J'ai remarqué cependant que le testicule agamétique est plus réduit que la masse totale de tissu mésodermique d'un testicule normal du même âge et que l'on aurait vidé des cellules sexuelles. Si l'on compare les figures (compte tenu des différences de grossissement), on s'aperçoit que, jusqu'à la fusion avec les *vasa efferentia*, tout le testicule agamétique atteint à peine la grandeur du seul groupe des cellules des canaux du testicule normal.

Dans le cas de l'ovaire, ce n'est qu'à la dernière phase de son évolution que l'on constate certaines discordances. Ainsi, j'ai observé que les tubes ovigères dépourvus de cellules germinales finissent leur évolution au stade d'une chambre germinative terminée par les deux filaments terminal et postérieur. Les cystes ou chambres ovulaires ne sont même pas ébauchées; les cellules qui revêtent la chambre germinative ne montrent pas la moindre tendance à former un épithélium folliculaire. J'ai déjà mentionné aussi que le nombre des gaines ovariques des ovaires agamétiques est toujours inférieur à ceux que j'ai trouvés dans les ovaires normaux.

Je pense donc que, bien que les cellules germinales ne commandent ni la genèse, ni l'organisation des gonades, elles ne sont pas tout à fait sans effet sur certaines particularités de cette structure. Cette influence probable n'est pas d'ordre mécanique comme celle qui a été signalée à propos de plusieurs discordances, au cours de l'étude des gonades agamétiques. Cette influence est d'une portée plus active; elle favorise le développement en volume du tissu somatique de la gonade, ainsi que la différenciation de certains éléments de ce tissu.

Cette supposition trouve un appui très important dans les résultats des études de KERKIS (1933) et de GLOOR (1943).

Le premier de ces auteurs a constaté que les hybrides entre *Drosophila melanogaster* et *D. simulans* sont stériles parce que la gamétogénèse n'a pas lieu; les cellules ne dépassent pas le stade de gonies. Cet auteur a constaté alors que les tubes ovariques, qui ne renferment que des ovogonies, ne forment jamais de follicules.

Gloor a étudié l'évolution des gonades d'une race létale (lgl) de *Drosophila melanogaster* transplantées dans des larves normales. Dans ces gonades, les gonies finissent par dégénérer. Cet auteur décrit dans le testicule de cette race une hypertrophie du groupe des cellules des canaux. Cette hypertrophie est en opposition avec la réduction totale du testicule agamétique signalée par moi, mais je ne suis pas en mesure de trouver une explication de ce fait. Ce qui semble intéressant dans ce cas c'est de constater que cette hypertrophie révèle, aussi bien que la réduction que j'ai observée, un manque d'action des cellules sexuelles. Tout l'ovaire est normal, sauf l'épithélium folliculaire qui n'est pas différencié. Ce dernier fait a même amené Gloor à conclure, non sans raison, que la différenciation des cellules folliculaires est étroitement dépendante de l'action des cellules germinales: les cellules folliculaires n'acquièrent toutes leurs caractéristiques que quand l'ovocyte et les cellules nourricières se forment. En outre, le nombre de tubes ovigères d'une grande partie des ovaires de la même race est inférieur à 15.

Les travaux de ces deux auteurs ont été faits dans une direction entièrement différente de celle qui a orienté le présent travail, mais ils montrent en tout cas des faits complètement concordants avec ceux que j'ai exposés. Ils montrent aussi une grande indépendance des éléments sexuels et des éléments somatiques des gonades. Ils montrent même que quand un facteur physiologique ou génétique perturbateur existe dans l'organisme, ce facteur peut exercer son action désorganisatrice sur les gonades en atteignant exclusivement les cellules germinales. Si celles-là ne se présentent pas avec une structure entièrement typique, il faut voir dans ce fait une conséquence directe de l'altération de celles-ci.

On peut donc conclure que, chez les Insectes, les éléments somatiques des gonades contiennent toutes les potentialités nécessaires à la différenciation de la structure typique d'un testicule ou d'un ovaire; cependant leur indépendance par rapport aux cellules germinales n'est pas absolue: celles-ci interviennent, dans une mesure

que l'on ne peut considérer comme négligeable, n'induisant pas, il est vrai, une différenciation, mais aidant les potentialités existant dans les éléments somatiques des gonades à remplir intégralement leur mission constructrice.

b) *Action du soma sur le germen.*

Le présent travail montre que la partie somatique des gonades peut se former et se développer en l'absence complète de cellules germinales. Cependant la question peut se poser de savoir si le phénomène inverse est vrai aussi.

Le problème se présente alors de la façon suivante: Que deviendront les initiales sexuelles si on les prive du substractum mésodermique destiné à les recevoir ?

C'est ce qui a été étudié chez les Oiseaux par DANTSCHAKOFF (1941). Cet auteur a détruit la région de la paroi du coelome où arrivent normalement les initiales sexuelles transportées par le courant sanguin, et où se forment les gonades. Après cette destruction, les cellules germinales sont transportées dans une autre partie du mésoderme; sous l'action inductrice des initiales sexuelles, cette portion du mésoderme qui normalement ne donnerait peut-être que du mésenchyme banal, commence à former une ébauche sexuelle.

Chez les Insectes, cette éventualité ne doit pas exister. Souvenons-nous que les cellules polaires ne contribuent en rien à la différenciation d'un territoire mésodermique qui leur est réservé et préparé d'avance; il ne faut donc pas s'attendre à ce qu'elles puissent, dans un autre endroit, utiliser des capacités d'induction dont elles semblent être dépourvues.

L'intérêt de la question que j'ai posée serait seulement de savoir si les cellules polaires, en dehors des gonades, peuvent subir une gamétogénèse et devenir des cellules sexuelles mâles ou femelles. Cela permettrait de savoir si les cellules germinales jouissent, à l'égard du mésoderme, de l'indépendance dont celui-ci jouit à l'égard du germen.

J'ai observé que 30% des cellules polaires formées ne pénètrent pas dans les bandes mésodermiques à l'endroit où elles doivent se rassembler pour prendre part à l'ébauche des gonades. Que deviennent-elles ?

C'est seulement à la suite d'une étude statistique que j'ai pu

établir ce fait, car je n'ai jamais vu aucune cellule polaire égarée.

Il se peut que ces cellules soient résorbées dans le vitellus ou dans une autre région de l'embryon. Mais au fond on ne peut rien établir de précis sur la destinée de ces cellules.

C'est un problème qui mérite d'être abordé expérimentalement par des voies différentes. J'espère le reprendre aussitôt que possible.

VI. SOMMAIRE

1. Le plasma polaire des œufs de *Drosophila melanogaster* a été détruit par les rayons ultra-violets; en général une lésion totale des cellules polaires a été obtenue.

2. Le développement embryonnaire des œufs irradiés a été étudié dans tous ses stades: la formation, au même moment et au même endroit que dans les embryons normaux, des ébauches de gonades privées de cellules polaires (gonades agamétiques) a été constatée.

3. La formation de ces gonades purement mésodermiques indique que les cellules polaires n'interviennent pas dans la différenciation de ces ébauches.

4. L'étude du développement post-embryonnaire des gonades agamétiques a montré que, déjà dans la larve très jeune, elles se différencient sexuellement.

5. Le testicule agamétique présente toutes les catégories de cellules mésodermiques qui constituent le testicule normal; il n'y a qu'une grande réduction de grandeur de la gonade, due à l'absence des éléments germinaux.

6. Ces cellules évoluent, pendant la métamorphose, de la même façon que les cellules correspondantes du testicule normal. Il en résulte, en définitive, un testicule de structure typique, dépourvu d'éléments germinaux et très petit.

7. L'ovaire agamétique commence son évolution au même moment que l'ovaire normal, et présente la même organisation que celui-ci en deux zones de structure différente.

8. Chez la pupe, l'ovaire agamétique s'organise en tubes ovigères avec les mêmes éléments et d'après le même mode de formation que dans l'ovaire normal.

9. L'ovaire agamétique définitif est histologiquement très proche de l'ovaire normal. Seulement les tubes ovariques sont en nombre plus petit, et ne forment jamais de cystes ovulaires; l'épithélium folliculaire ne se différencie pas.

10. La partie mésodermique des gonades peut évoluer normalement en l'absence des cellules germinales. Toutefois, les éléments sexuels doivent jouer, dans cette évolution, un certain rôle auxiliaire.

11. Une étude histologique détaillée des gonades agamétiques dans tous les stades de leur développement a été faite parallèlement à une étude analogue des gonades normales. En conséquence, plusieurs conclusions qui concernent l'embryologie et l'histologie des gonades des Diptères ont pu être formulées.

VII. BIBLIOGRAPHIE

1944. Aboïm, A. N. *Evolution des gonades de la Mouche de l'olive, Dacus (Daculus) oleae (Gmel.), au cours de la nymphose.* A paraître dans les Archives portugaises des Sciences biologiques.

1885. Balbiani, E. G. *Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les Insectes.* Recueil zool. suisse, vol. 2, p. 527.

1897. Brüel, L. *Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführwege, samt Annexen von Calliphora erythrocephala.* Zool. Jahrb., Abt. Anat., vol. 10, p. 511.

1892. Cholodkowsky, N. *Zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dipteren.* Zool. Anz., vol. 15, p. 178.

1905. —— *Ueber den Bau des Dipterenhodens.* Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 82, p. 389.

1909. —— *Zur Kenntnis des weiblichen Geschlechtsapparates der Musciden.* Zeitsch. f. wiss. Insektenbiol., vol. 5, p. 333.

1941. Dantschakoff, V. *Der Aufbau des Geschlechts beim höheren Wirbeltier.* Gustav Fischer, Jena.

1902. Demodikoff, K. *Zur Kenntnis des Baues des Insektenhodens.* Zool. Anz., vol. 25, p. 575.

1931. Dobzhansky, T. *Interaction between female and male parts in gynandromorphs of Drosophila simulans.* Arch. Entw.-Mech., vol. 123, p. 719.

1932. Du Bois, A.-M. *A contribution to the embryology of Sciara (Diptera).* Journ. of Morph., vol. 54, p. 161.

1930. Friele, A. *Die postembryonale Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane und Ausführwege von Psychoda alternata Say.* Zeitsch. f. Morph. u. Ökol., vol. 18, p. 249.

1869. Ganin, H. *Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte bei den Insekten.* Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 19.

1931. Geigy, R. *Action de l'ultra-violet sur le pôle germinal dans l'œuf de Drosophila melanogaster (Castration et mutabilité).* Rev. suisse Zool., t. 38, p. 187.

1944. —— et Aboim, A. N. *Gonadenentwicklung bei Drosophila nach frühembryonaler Ausschaltung der Geschlechtszellen.* Rev. suisse Zool., t. 51.

1936. Gleichauf, R. *Anatomie und Variabilität des Geschlechtsapparates von Drosophila melanogaster (Meigen).* Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 148, p. 1.

1943. Gloor, H. *Entwicklungsphysiologische Untersuchung an den Gonaden einer Letalrasse (lgl) von Drosophila malanogaster.* Rev. suisse Zool., t. 50, p. 339.

1903. Gross, I. *Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums.* Zool. Jahrb., Abt. Anat., vol. 18, p. 72.

1903. Grünberg. *Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren.* Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 74, p. 327.

1928. Guyenot, E. et Naville, A. *Les chromosomes et la réduction chromatique chez Drosophila melanogaster.* La Cellule, vol. 39, p .25.

1933. —— et Naville, A. *Les premières phases de l'ovogénèse de Drosophila melanogaster.* La Cellule, vol. 42, p. 213.

1931. Heberdey, R. F. *Zur Entwicklungsgeschichte, vergleichenden Anatomie und Physiologie der weiblichen Geschlechtsausführwege der Insekten.* Zeitsch. f. Morph. u. Ökol., vol. 22, p. 416.

1908. Hegner, R. W. *Effects of removing the germ cells determinants from the eggs of some Chrysomelid beetles.* Biol. Bull., vol. 16, p. 19.

1909. —— *The origin and early history of the germ cells of some Chrysomelid beetles.* Journ. of Morph., vol. 20, p. 231.

1911*a*. —— *Germ cell determinants and their significance.* Amer. Nat., vol. 45, p. 385.

1911*b*. —— *The effects of killing parts of the eggs of Leptinotarsa decemlineata.* Biol. Bull., vol. 20, p. 237.

1912. —— *The history of germ cells in the paedogenetic larva of Miastor.* Science, vol. 36, p. 124.

1914. —— *Studies on germ cells.* Journ. of Morph., vol. 25, p. 375.

1934. Howland, R. B. et Robertson, C. W. *An easily constructed electromicrocauter for use in cellular biology.* Science, vol. 80, p. 165.

1936. —— et Sonnenblick, B. P. *Experimental studies on development in Drosophila melanogaster.* Journ. of exp. Zool., vol. 73, p. 109.

1923. Huettner, A. F. *The origin of the germ cells in Drosophila melanogaster.* Journ. of Morph., vol. 37, p. 385.

1930. —— *The spermatogenesis of Drosophila melanogaster.* Zeitsch. f. Zellforsch., vol. 11, p. 615.

1940. —— *Differentiation of the gonads in the embryo of Drosophila melanogaster.* Genetics, vol. 25 (Abstract), p. 121.

1931. Kerkis, J. *The growth of the gonads in Drosophila melanogaster.* Genetics, vol. 16, p. 212.

1933. —— *Development of gonads in hybrids between Drosophila melanogaster and D. simulans.* Journ. of exp. Zool., vol. 66, p. 477.

1913. Keuchenius, P. E. *The structure of the internal genitalia of some male Diptera.* Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 105, p. 501.

1929. Koch, M. *Die postembryonale Entwicklung der weiblichen Genitaldrüsen und ihrer Ausführungsgänge von Psychoda alternata.* Zeitsch. f. Morph. u. Ökol., Abt. A, vol. 14, p. 1.

1886. Korschelt, E. *Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums.* Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 43.

1901. Kulagin, N. *Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei Culex und Anopheles.* Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 69, p. 578.

1931. Laurinat, K. *Ueber den Einfluss des Keimzellenalters auf das Geschlechtsverhältnis bei Drosophila melanogaster.* Zeitsch. f. ind. Abst.-Vererb.-lehre, vol. 57, p. 139.

1865. Leuckart, R. *Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyidenlarven.* Arch. Naturg., vol. 31, p. 286.

1866. Metschnikoff, E. *Embryologische Studien an Insekten.* Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 16, p. 389.

1921. Metz, C. et Nonidez, J. *Spermatogenesis in the fly Asilus sericeus.* Journ. of exp. Zool., vol. 32, p. 165.

1932. Naville, A. *Les bases cytologiques de la théorie du crossing-over: Etude sur la spermatogénèse et l'ovogénèse des Calliphorinae.* Zeitsch. f. Zellforsch., vol. 16, p. 440.

1901. Noack, W. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden.* Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 70, p. 1.

1882. Nussbaum, J. *Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten.* Zool. Anz., p. 637.

1884. PALMEN. *Zur vergleichenden Anatomie der Ausführungsgänge bei den Insekten.* Morphol. Jahrb., vol. 9 (cit. d'après FRIELE, 1930).

1936. PARKS, H. B. *Cleavage patterns in Drosophila and mosaics formations.* Ann. Entom. Soc. of America, vol. 29, p. 350.

1937. POULSON, D. F. *The embryonic development of Drosophila melanogaster.* Actualités Sc. et Ind., nº 498.

1941. RABINOWITZ, M. *Studies on the cytology and early embryology of the egg of Drosophila melanogaster.* Journ. of Morph., vol. 69, p. 1.

1929. REICHARDT, H. *Untersuchungen über den Genitalapparat der Asiliden.* Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 135.

1925. REITH, F. *Die Entwicklung des Musca-Eies nach Ausschaltung verschiedener Keimbereiche.* Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 126, p. 181.

1890. RITTER, R. *Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei Chironomus.* Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 50, p. 408.

1862*a*. ROBIN, C. *Mémoire sur les globules polaires de l'ovule et sur le mode de leur production.* C. R. Acad. Sciences Paris, vol. 54, p. 112.

1862*b*. —— *Mémoire sur la production des cellules du blastoderme sans segmentation du vitellus chez quelques articulés.* Id., p. 150.

1924. RUPPERT, W. *Empfindlichkeitsänderungen des Ascariseies auf verschiedenen Stadien der Entwicklung gegenüber der Einwirkung ultravioletter Strahlen.* Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 123 (cit. d'après GEIGY, 1931).

1932. SHEN, T. H. *Zytologische Untersuchungen über Sterilität bei Männchen von Drosophila melanogaster.* Zeitsch. f. Zellforsch., vol. 15, p. 547.

1941. STERN, C. *The growth of testes in Drosophila.* I. *The relation between vas deferens and testis within various species.* Journ. of exp. Zool., vol. 87, p. 113.

1939. —— et HADORN, E. *The relation between the color of testes and vasa efferentia in Drosophila.* Genetics, vol. 24, p. 162.

1935. STRASBURGER, E. H. *Drosophila melanogaster Meig.* Julius Springer, Berlin.

1898. TICHOMIROW, A. *Zur Anatomie des Insektenhodens.* Zool. Anz., vol. 21, p. 623.

1894. TOYAMA. *On the spermatogenesis of the silk-worm.* Bull. of Coll. Agricult. of Univ. Tokyo, vol. 2 (cit. d'après FRIELE, 1930).

1920. VERHEIN, A. *Die Eibildung der Musciden.* Zool. Jahrb., Abt. Anat., vol. 42, p. 149.

1896. Verson, E. et Bisson, E. *Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge und der Nebendrüsen beim männlichen Geschlechtsapparat von Bombyx mori.* Zeitsch. f. wiss. Zoll., vol. 61, p. 318.

1933. Weber, H. *Lehrbuch der Entomologie.* Gustav Fischer, Jena.

1863. Weismann, A. *Die Entwicklung der Dipteren im Ei nach Beobachtungen an Chironomus, Musca vomitoria, Pulex canis.* Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 13, p. 107.

1864. —— *Die nachembryonale Entwicklung der Musciden.* Id., vol. 14.

1884. Witlaczil. *Entwicklungsgeschichte der Aphiden.* Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 40 (cit. d'après Friele, 1930).

Tome 52, nº 4 — Juin 1945

Aus dem Zoologisch-Vergl. Anatomischen Institut
der Universität Zürich

Fertilitätsstudien an *Drosophila melanogaster*.

II. Fertilitätstypen bei Selektionsstämmen, ihr Verhalten bei Kreuzungen und Transplantationsversuchen [1]

von

Max REIFF

Mit 11 Textabbildungen und 11 Tabellen.

Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützung der
„Georges und Antoine Claraz-Schenkung". Serie Zoologie No. 82.

INHALTSÜBERSICHT

[1] Anschluss an die Arbeit von Hadorn und Zeller: *Fertilitätsstudien an Drosophila melanogaster.* I. Untersuchungen zum altersbedingten Fertilitätsabfall. (Roux' Arch. 142, 1943.)

I. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG [1]

Die Anzahl der aufwachsenden, fertilen Nachkommen eines Organismus charakterisiert seine Fertilität. Diese ist von mehreren äusseren und inneren Faktoren und ihrem Zusammenspiel abhängig. Für die Taufliege *Drosophila melanogaster* sind bei der Untersuchung der Fertilität drei Grössen entscheidend (Hadorn und Zeller 1942/43). Die Eiproduktion oder Fecundität liefert die Grundlage zu allen Prüfungen. Die Zahl der lebenden Larven wird infolge Ausfall embryonal abgestorbener Keime oder unbefruchteter Eier meist kleiner sein als die Eizahl. Drückt man die Larvenzahl im Verhältnis zur Eizahl in Prozent aus, so erhält man die larvale Schlüpfrate. Die imaginale Schlüpfrate wird in analoger Weise ermittelt; sie kann bezogen werden auf Eizahl oder Larvenzahl. Fecundität und Schlüpfraten bezeichnen wir als Fertilitätskomponenten.

Hadorn und Zeller haben besonders den altersbedingten Abfall der Fecundität und Larvenschlüpfrate an Einzelpaarzuchten untersucht. Ihre Arbeit führte zu folgenden Ergebnissen: Der altersbedingte Fertilitätsabfall ist sowohl durch eine Verminderung der Eiproduktion als auch durch eine Verschlechterung der Larvenschlüpfrate bedingt. Bei verschiedenen Genotypen ist der Zeitpunkt und die Geschwindigkeit des Abfalles charakteristisch verschieden. Der Abfall lässt sich durch Zusatz von jungen Männchen nicht verhindern. Dieser Fertilitätsabfall wird auf Zustandsänderungen des alternden Weibchens zurückgeführt.

Es wurde mir nun die Aufgabe gestellt, an umfangreichem Material Fecundität und Larvenschlüpfrate an zwei Selektions-Wildstämmen weiter zu prüfen und anschliessend einige Grundprobleme näher zu analysieren.

Von Herrn Prof. E. Hadorn konnte ich die zwei vorunter-

[1] An dieser Stelle möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. Hadorn, meinen herzlichen Dank aussprechen für die Anregung zu der vorliegenden Arbeit, für das stete Interesse, mit dem er meine Arbeit verfolgte, für seine vielen guten Ratschläge und seine praktische Hilfe. Auch bin ich Herrn Prof. Hadorn durch die Überlassung einiger *Drosophila*-Stämme und die Einführung in die Transplantationstechnik zu grossem Dank verpflichtet. Herzlichen Dank schulde ich auch dem Kuratorium der „Georges und Antoine Claraz-Schenkung" für die mir gewährte Unterstützung.

suchten, in nachfolgender Tabelle aufgeführten Laboratoriumsstämme übernehmen:

	Herkommen	Übernommene Kenntnisse
Stamm *Hoch* (H)	Selektionsstamm aus einer Auskreuzung „Zürich“ × white.	Grosse Eiproduktion, hohe Larvenschlüpfrate bis 3. Woche, nachher Fertilitätsabfall.
Stamm *Tief* (T)	Wildstamm, seit Jahren in strengster Inzucht gehalten.	Eiproduktion ca. ½ so gross wie beim Hoch-Stamm. Larvenschlüpfrate durchgehend tiefere Werte.

In der vorliegenden Arbeit werde ich diese Ausgangsstämme mit H und T bezeichnen.

Die Untersuchungen wurden so durchgeführt, dass möglichst vollständige Daten über die Eizahl und larvale Schlüpfrate an Einzelpaarzuchten gewonnen werden konnten. Im Anschluss an die Arbeit von Hadorn und Zeller (1943) ergaben sich für meine Versuche folgende Fragen:

1. Wie gross ist die Variabilitätsbreite der Fertilitätskomponenten bei diesen Stämmen, und wie wirkt eine strenge Selektion, wenn nur die Nachkommen der extremen Tiere des H- und T-Typus für die nächste Generation verwendet werden? S. 168.

2. Bleibt die Variabilität der beiden Stämme H und T an genetisch einheitlichem Material, d.h. bei isogenen (isozygoten) Stämmen erhalten? Sind die Stammunterschiede in Fecundität und Schlüpfrate noch stärker ausgeprägt? S. 173.

3. Sind stammtypische morphologische Unterschiede an den Ovarien festzustellen? S. 180.

Wenn es sich ergibt, dass die Fertilitätsmerkmale bei den Stämmen konstant bleiben, dass sie also genotypisch bedingt sind, so können folgende Fragestellungen und Versuchsanordnungen weitere Aufschlüsse geben:

4. Wie verlaufen die Fertilitätskurven bei reziproken Befruchtungen (H × T und T × H)? S. 193. Es lässt sich dadurch entscheiden, welchen Einfluss der Genotypus des Männchens auf die Fertilitätskomponenten hat.

5. Hat bei Transplantation von Ovarien das neue Wirtsmilieu einen Einfluss auf die stammspezifischen Fertilitätsmerkmale ? S. 205. Das Ergebnis muss klarstellen, wie stark der mütterliche Stoffwechsel den Fertilitätsverlauf bestimmt.

II. METHODIK

a) *Untersuchungstechnik.* — Das Überprüfen der Gelege führte ich so weiter, wie es in unserem Institut gebräuchlich war (Methode Beadle 1935, und Hadorn und Zeller 1943). Um genaue Werte bezüglich Eiproduktion und larvale Schlüpfrate zu erhalten, müssen Tagesgelege von einzelnen Weibchen geprüft werden. Zu diesem Zwecke werden Einzelpaare in Glaszylindern gehalten. Die Versuche werden bei einer optimalen Temperatur von 24°—25° C. durchgeführt.

Kleine Blech- oder Porzellanschälchen giesst man mit Mais-Agar-Futter aus, das durch Zusatz von pulverisiertem Carbo adsorbens geschwärzt wurde. Diese Masse überstreicht man mit frischer Hefelösung. Nach je 24 Stunden müssen diese Futterschälchen durch frische ersetzt werden. Das Weibchen legt alle Eier auf die Futteroberfläche. Nach dem Wechseln werden die Gelege bei 25° belassen, nach 45 bis 48 Stunden kontrolliert und dabei die leeren Eihüllen und die nicht entwickelten Eier gezählt. Auf der schwarzen Futterunterlage lassen sich diese Zahlen mit grosser Genauigkeit bestimmen. Die larvale Schlüpfrate wird berechnet aus dem Verhältnis

$$\frac{\text{Zahl der leeren Eihüllen}}{\text{Zahl der abgelegten Eier}} \times 100 = \% .$$

Die Paare werden bis zu ihrem Tode (25—35 oder mehr Tage) im Glaszylinder belassen, wobei täglich das Futter gewechselt und somit die totale Legetätigkeit überprüft wird. Stirbt ein Männchen früher, oder erweist es sich als unfruchtbar, so wird es durch ein Geschwistertier oder durch junge Nachzucht ausgewechselt.

b) *Weiterzucht.* — Von den günstigsten Paaren des H- oder T-Stammes einer Versuchsserie wird ein Tages-Gelege aus der zweiten oder dritten Woche in eine Zuchtflasche gebracht. Von den sich aus diesen Gelegen entwickelnden Fliegen werden wieder frischgeschlüpfte Tiere für neue Zuchten entnommen.

c) *Massenzuchten.* — Neben diesen Einzelpaarzuchten prüfte ich auch Massenzuchten, bei denen 15—20 Paare eines Stammes zusammen in einem grossen Glaszylinder leben. Für die Überprüfung der Fertilität eignet sich hier ein Zweistundengelege, das jeden Morgen auf ein Futterschälchen abgegeben wird, wobei je ca. 100—150 Eier der Population untersucht werden.

d) *Statistische Verwertung des Materials.* — Die gefundenen Werte werden in Koordinatensysteme eingetragen. Das Weibchenalter wird auf der Abszisse angegeben, die Eizahl in absoluten Werten, bezw. die larvale Schlüpfrate in Prozentwerten sind auf der Ordinate abzulesen. Jedes Kurvenbild enthält Eintragungen der Tages- und Wochendurchschnittswerte. Auf diese Weise können in zusammengefasster Form die Verhältnisse leicht übersehen und verglichen werden.

Die Kurven erstrecken sich jeweils über 29 Tage. Diese Zahl entspricht der durchschnittlichen Lebensdauer der Weibchen und umfasst die Spanne von vier Legewochen. Ein Alter von 5 und 6 Wochen wird nur von einzelnen Weibchen erreicht; es wurde deshalb auf die Aufstellung dieser Wochenmittel (statistisch nicht vergleichbar) verzichtet.

e) *Transplantationstechnik.* — Die Transplantationen werden nach der von Ephrussi und Beadle (1936) ausgearbeiteten Methode durchgeführt. Aus Zweistunden-Massenzuchtgelegen werden die Larven nach 48 Stunden in eine grössere Zuchtschale (12—15 cm Durchmesser, mit Mais-Futter plus Hefeaufstrich) übertragen und im Alter von 96—100 Stunden nach Eiablage operiert. Die Ovarien werden in Ringerlösung herauspräpariert und dann in den neuen Wirt übertragen. Dieser experimentelle Eingriff hat eine Mortalität von 40—50% zur Folge.

III. GRUNDVERSUCHE MIT VERSCHIEDEN FERTILEN STÄMMEN

1. Die Stämme H und T und ihre Fertilitätstypen

In diesem Abschnitt behandle ich ausschliesslich solche Versuche, wie sie bereits Hadorn und Zeller im zweiten Teil ihrer Arbeit besprochen haben. An einer grossen Zahl von Einzelpaarzuchten werden die Grundlagen des Verhaltens von Fecundität und Larvenschlüpfrate in den verschiedenen Lebensstadien nachgeprüft. Die einzige Abweichung gegenüber den früheren Versuchen besteht darin, dass eine strenge Selektion auf stammtypische Merkmale eingehalten wird. Im Verlauf von 14 Inzuchtgenerationen sind zusammen über 100 einzeln gehaltene Paare des H- und T-Stammes auf ihre Fertilität untersucht worden.

a) *Fecundität.*

Bei normal begatteten Weibchen beginnt die Eiablage am 2. Lebenstag der Imago (Guyénot 1913, Hadorn 1943) und erreicht während der 1. Lebenswoche die maximale Tagesproduktion. Schon vom 5.—6. Legetag an beginnt bei beiden Stämmen parallel ein langsamer und stetiger, an-

nähernd linearer Abfall der Eiproduktion. In Abb. 1 sind für 27 H- und 25 T-Zuchten verschiedener Generationen die durchschnittlichen Tageseizahlen und die Wochenmittelwerte eingetragen. Die Sammelkurven veranschaulichen den deutlichen Fecunditätsunterschied der beiden Stämme. Wie aus Tab. 6 S. 187 zu ersehen ist, ist der Unterschied in der Fecundität statistisch hoch gesichert, indem die Differenz der Mittelwerte ihren mittleren Fehler um ein Mehrfaches übertrifft.

Die individuelle Variabilität wird durch die Zusammenfassung in Sammelkurven verdeckt. Grundsätzlich gilt aber das Kurvenbild für die meisten Einzelzuchten. Ein Anstieg in der Eiproduktion konnte nur in 2 Fällen beobachtet werden, in dem die Eizahl der 2. Woche durchschnittlich um etwas mehr als 10 Eier höher war als in der 1. Legewoche. Bei ca. 25—30% der Zuchten kann der gleiche Stand der Eiproduktion während 2 Wochen (entweder 1./2., oder 2./3., oder 3./4. Woche) erhalten bleiben, aber auch hier tritt früher oder später ein deutlicher Abfall im Verlauf des Lebens ein. Gelegentlich treten in der Eizahl einzelne Tagesschwankungen auf. Sie hängen wohl von äusseren Faktoren ab (Zusammensetzung und Feuchtigkeit des Futters, kleine Temperaturunterschiede, Beunruhigung der Weibchen). Ich konnte jedoch nie, weder beim H- noch beim T-Stamm, ein periodisches, sich über mehrere Tage erstreckendes An- und Abschwellen der Eiablage beobachten. Dies steht in Übereinstimmung mit den Befunden von Hadorn und Zeller (1943) und den Angaben Shapiros (1932). Die Publikation aller Einzeldaten würde daher nichts Neues zeigen, sodass darauf aus Raumgründen verzichtet werden kann.

Über den Streuungsbereich der Wochendurchschnittswerte der Eizahlen orientiert auch Abbildung 1. Zwischen den H- und T-Zuchten sind die Übergänge gleitend, nur die Mittelwerte sind stark verschieden. Die besten H-Weibchen legen während der ersten Woche täglich 100 bis max. 130 Eier, in der zweiten Woche nur noch selten gegen 100 und von der dritten Woche an sinkt die Zahl täglich. Tiere mit schlechter Fecundität weisen in der ersten Lebenshälfte Tageseizahlen von 70—80 auf, auch bei ihnen tritt mit zunehmendem Alter eine stetige Abnahme ein. Es gibt einzelne Weibchen, die am Ende der Legetätigkeit noch einige Tage leben, ohne Eier zu legen,

während bei der Mehrzahl sofort nach Fecunditätsstillstand der Tod eintritt. Für die meisten T-Weibchen liegt das Maximum (erste Woche) der Eizahl bei 50—70 Eiern. Schon in der zweiten Woche fällt jedoch die Tageszahl beträchtlich, und oft werden in höherem Alter während langer Zeit weniger als 10 Eier pro Tag gelegt. Nur vereinzelte T-Weibchen zeigen in der ersten Lebenshälfte eine grössere Eiproduktion, die in den Bereich der H-Fecundität streut.

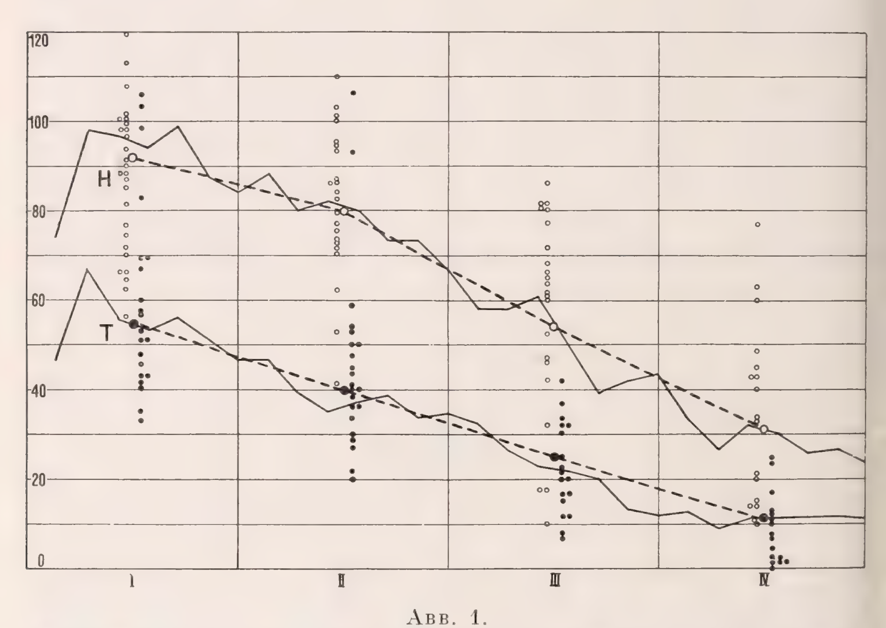


Abb. 1.

Fecundität der H- und T-Zuchten. Ordinate: Eizahl-Werte; Abszisse: Mutteralter I.—IV. Woche. Tagesdurchschnitt (ausgezogene Kurve) und Wochenmittelwerte (unterbrochene Kurve). H = 27 Paare (Wochenmittel für Einzelzucht = kleine Kreise); T = 25 Paare (Wochenmittel für Einzelzucht = kleine Punkte).

Eine Selektion auf hohe Eizahl beim H-, und mittlere bis tiefe Eizahl beim T-Stamm, konnte die oben angeführte Variabilität nicht beeinflussen. Der ziemlich grosse Streuungsbereich ist den Stämmen eigen. Bei jeder Generation ist der stammtypische Unterschied im Mittelwert und die charakteristische Streuung (wie dies Abb. 1 zusammenfassend zeigt) erhalten geblieben (Tab. 2, S. 169).

Vergleicht man die Totalproduktion an Eiern während des gesamten Weibchenlebens, so erhält man für den H-Stamm einen Mittelwert von 1561 ± 77,8 Eiern, für den T-Stamm einen solchen von 783 ± 64,4 (für n = je 33 Einzelpaare). Dieser grosse Unterschied beruht keinesfalls auf verschiedener Lebensdauer der H- oder T-Weibchen. Für die oben verwendeten Zuchten (sicher beobachtete Fälle) beträgt die mittlere Lebensdauer für den H-Stamm M = 29,2 ± 1,6 Tage ($n = 32$), für den T-Stamm M = 27,7 ± 1,5 Tage ($n = 31$). Ein Alter bis in die vierte Woche wird von der Mehrzahl der Tiere beider Stämme erreicht. (Aus diesem Grunde sind auch die Kurven und Tabellen auf diese Zeitspanne ausgedehnt.) Die Extremfälle liegen aber weit auseinander. „Kurzlebige" Weibchen erreichen ein Alter von nur 12—18 Tagen, „langlebige" ein solches von 35—45 Tagen. Von den total 100 geprüften Tieren beider Stämme sind 22 Weibchen zu den „Kurzlebigen" (Tab. 1) und 25 zu den „Langlebigen" zu zählen. In der Diskussion der Ergebnisse der Grundversuche komme ich auf die Relation von Eiproduktion und Lebensdauer zurück (Tab. 7, S. 190).

b) *Larvale Schlüpfrate.*

Aus den Fecunditätskurven ist ersichtlich, dass für die erste Legewoche optimale Leistungen charakteristisch sind. Dies gilt auch für die zweite Fertilitätskomponente, die den Anteil der geschlüpften Larven am Total der gelegten Eier in Prozentwerten angibt. Auch bei der Larvenschlüpfrate ist der H-Stamm dem T-Stamm überlegen. Die Anfangsrate des H-Stammes (3.—5. Tag) steht im Mittel ca. 12% höher als beim T-Stamm (H: M = 93,2 ± 0,7%, $n = 33$; T : M = 80,1 ± 1,3%, $n = 38$). Auf diesen Höchstwert der ersten Woche folgt mit Zunahme des Mutteralters stets eine Verschlechterung der Rate. In der vierten Woche sind die beiden Stämme statistisch nicht mehr deutlich zu trennen.

Die Gesamtrate (Larvenzahl bezogen auf sämtliche während des Lebens gelieferten Eier) erreicht für die H-Zuchten einen Mittelwert von 84,5% ($n = 28$), für die T-Zuchten 72,8% ($n = 26$). Die Analyse der „Nichtgeschlüpften" (Eier, die keine Larven geliefert haben) lässt sich schwer durchführen. Es liegen Untersuchungen von Hadorn und Zeller (1943) darüber

vor. Sie haben im Stichprobeverfahren die keine Nachkommen liefernden Eier in Karminessigsäure ausgepresst. Bei rund ein Viertel der Fälle zeigten sich Ansätze zur Embryonalentwicklung, der weitaus grössere Teil wurde aber als unbefruchtet registriert. In meiner Arbeit bin ich darauf nicht weiter eingetreten.

Eine Abweichung vom normalen Zustand der Eier trat beim H-Stamm in 19 von 61 Zuchten auf (Tab. 1). In diesen Fällen sind die gelegten Eier zu einem grossen Prozentsatz oder gesamthaft atypisch. Sie erscheinen gegenüber den normalen entweder glasig durchscheinend oder braun. Beide Eitypen liefern keine Larven. Der Männchenwechsel führte bei all diesen Zuchten keine Änderung herbei. Die Sektion der Ovarien zeigt, dass der Zustand der Eier schon bei der Bildung abnorm ist. Es scheint sich um eine charakteristische Eigenschaft gewisser H-Zuchten zu handeln; denn auch beim isogenen His-Stamm traten gleiche Erscheinungen auf (Tab. 3). Trotz sofortiger Gegenselektion war das Vorkommen von atypischen Eiern nicht auszumerzen. Solche schlechte Eier können von Weibchen mit grosser oder geringerer Fecundität geliefert werden. Eine genaue Strukturuntersuchung habe ich für diese pathologischen Ausnahmefälle nicht durchgeführt. Diese Zuchten sind für die Kurvenbilder und Mittelwertsberechnungen nicht verwertet worden, da diese Gelege nur kurze Zeit überprüft und alsdann als Spezialfälle ausgeschaltet wurden.

Um eine Übersicht über die Variabilität des Versuchsmaterials im Schlüpfratenverlauf zu geben, wird eine Gruppierung der Zuchten in verschiedene Kategorien vorgenommen. Diese Unterabteilungen jedes Stammes bezeichne ich als stammeigene Schlüpfratentypen, da sie in jeder Generation vertreten sind, sich also selektionsunempfindlich erweisen. Grundsätzlich besteht für jeden Stamm (H und T) ein recht grosser Streuungsbereich der Ratentypen, die Zusammenfassung zu verschiedenen Kategorien geschieht willkürlich und gestattet lediglich eine klarere Darstellung. Die einzelnen Fertilitätstypen stützen sich auf folgende Merkmale:

H-Stamm: Alle H-Zuchten zeichnen sich aus durch eine Schlüpfrate von 90—100% in den ersten beiden Wochen. Das Versuchsmaterial verhält sich aber insofern uneinheitlich, als ein

Tabelle 1. — *Gegenüberstellung der H- und T-Zuchten nach ihrem Verhalten in der Schlüpfrate.*

Fettgedruckte Zahlen = Verwertet in Kurvenbildern (Abb. 2 und 3).

Typen des H-Stammes		Typen des T-Stammes	
Kategorien	*n*	Kategorien	*n*
Anfangsrate 90—100% Ratenabfall 4. Woche .	**14**	Anfangsrate gegen 90% Ratenabfall 4. Woche .	**6**
Anfangsrate 90—100% Ratenabfall früh Ende 2., anfangs 3. Woche	**16**	Anfangsrate 80—90% Ratenabfall in der 3. Woche	**10**
Anfangsrate 80% 2. Woche 95% und später typisch H-Charakter . .	1	Anfangsrate gegen 80% oder tiefer, durchgehend tiefe Rate mit Schwankungen	**13**
Kurze Lebensdauer 12—17 Tage: durchgehend hoch, früher Abfall	5 3	Kurze Lebensdauer 12—17 Tage: 1. Woche 80—90%, Abfall früh Anfang unter 80%	6 8
Atypische Eier in Gelege .	19	Extrem kleine Eizahl . .	6
Annäherung an T-Charakter Rate nie 90%, immer tiefer als die andern H-Typen	2	Annäherung an H-Charakter Rate anfangs über 90%, immer höher als die T-Typen	4
Total Paare . .	60	Total Paare . .	53

verschiedenes Verhalten vom Ende der zweiten Woche an eintritt. Der Ratenabfall kann spät oder früh erfolgen.

T-Stamm: Hier ist vor allem der Anfangscharakter der Schlüpfrate bei den verschiedenen Zuchten verschieden. Versuchspaare des T-Stammes mit hoher Anfangsrate (erste Woche) verhalten sich ähnlich wie die H-Zuchten, indem ein früher oder später Ratenabfall eintritt.

Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die Zusammenstellung des Versuchsmaterials. Als Ergänzung sind auch die für die Kurvenbilder unverwendbaren Zuchten eingegliedert (Abgabe von atypischen Eiern, sehr geringe Eiproduktion, abnorm kurze Lebensdauer des Weibchens).

In den nun folgenden Kurvenbildern (Abb. 2 und 3) sind die Einzeldaten der Versuchspaare zu Summenkurven zusam-

mengefasst. Dabei wird die Gruppierung nach den Ratentypen (Kategorien) beibehalten.

Schlüpfratentypen des H-Stammes (Abb. 2). — Bei 14 Paaren bleibt die Larvenschlüpfrate bis Ende der dritten Woche über 90% (Tagesdurchschnittskurve dünn ausgezogen). Vom 22. Legetag an sinkt die Tageskurve rasch, indem bei einigen Zuchten sehr schlechte Ratenwerte auftreten (Kurve 1).

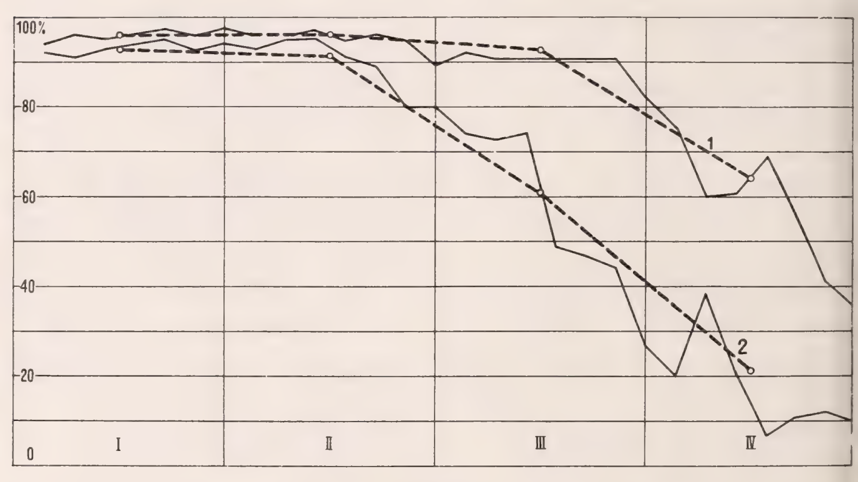


ABB. 2.

Schlüpfratentypen der H-Zuchten. Ordinate: Schlüpfrate in %; Abszisse: Mutteralter I.—IV. Woche. Tagesdurchschnitt (ausgezogene Kurve) und Wochenmittelwerte (unterbrochene Kurve). 1 = 12 Paare mit spätem, 2 = 16 Paare mit frühem Ratenabfall.

16 Versuchspaare gehören dem zweiten Ratentypus an, bei dem der Fertilitätsabfall schon Ende der zweiten Woche beginnt (Kurve 2). Innerhalb der dritten Woche sinkt der Mittelwert auf 50—60%. Der vierte Wochenwert liegt extrem tief (21%). Es gibt Weibchen, die in dieser Zeit bei einer Schlüpfrate von 0—10% noch viele Eier legen. Für den Ratenverlauf hat die Zugabe eines jungen Männchens keinen Einfluss; nur in drei Fällen war eine vorübergehende Besserung der Rate festzustellen, die aber nach 2—3 Tagen sofort wieder zurückging (über die Bedeutung des Männchenwechsels siehe S. 188 und HADORN und ZELLER, S. 289).

Abbildung 2 zeigt deutlich den allgemeinen Charakter der H-

Typen. Allen H-Zuchten gemeinsam ist die durchgehend hohe Rate während der ersten zwei Wochen der Legezeit. Auf diesen ersten Lebensabschnitt mit durchaus einheitlichen Merkmalen folgt in der zweiten Lebenshälfte ein fächerförmiges Verteilen der Einzelraten auf der Kurvenskala. Der Streuungsbereich wird sehr gross, die Tageswerte verteilen sich auf die Spanne von 0—90%. Einen weitern Einblick in die individuelle Variabilität

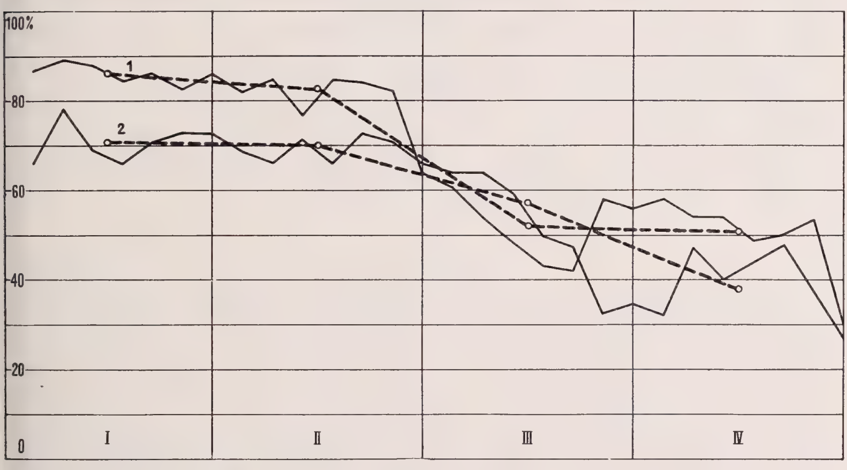


ABB. 3.

Schlüpfratentypen der T-Zuchten. Ordinate: Schlüpfrate in %; Abszisse: Mutteralter I.—IV. Woche. Tagesdurchschnitt (ausgezogene Kurve) und Wochenmittelwerte (unterbrochene Kurve). 1 = 16 Paare mit relativ hohem, 2 = 13 Paare mit tiefem Ratenstart.

gestattet uns Tabelle 6 (S. 187), in der die Verteilung der vier Wochen-Durchschnittsraten auf Klassen mit je 10% Unterschied bezogen ist. Von der dritten Woche an streuen die 28 verwerteten Zuchtpaare über alle 10er Klassen.

Schlüpfratentypen des T-Stammes (Abb. 3). — Die in Tabelle 1 verzeichneten 16 Zuchten mit relativ hohem Ratenstart sind in Abbildung 3 zu einer Gruppe zusammengefasst. Die Tages-Durchschnittswerte liegen in der ersten Lebenshälfte zwischen 80 und 90% (Kurve 1). Davon verzeichnen sechs Paare an einzelnen Tagen eine Schlüpfrate von etwas über 90%; gelegentlich treten dabei grössere Schwankungen mit Tiefenzacken auf. Im Allgemeinen

wird von den „hochratigen" T-Zuchten die Grenze von 90% nicht überschritten. Die Summenkurve repräsentiert also auch hier den allgemeinen individuellen Verlauf. In der zweiten Lebenshälfte folgt zunächst ein ziemlich starker Abfall der Rate, bedingt vor allem durch einige frühabfallende Versuchspaare. Für die dritte und vierte Woche wird die individuelle Variabilität grösser, die Durchschnittskurve verharrt aber auf der gleichen Höhe, ohne wesentlichen Fertilitätsabfall.

Der zweite Typus umfasst 13 Zuchten mit tieferem Start der Rate (Kurve 2). Bei diesen Versuchspaaren ist der Ratenverlauf während des ganzen Lebens ausgeglichener. Die Summenkurve entspricht dem Charakter der Einzelzuchten, verdeckt nur gelegentlich abweichende „Zacken", die aber keiner Regelmässigkeit untergeordnet sind. Bei alternden Tieren dieser Gruppe ist nur eine geringe Ratenverschlechterung festzustellen.

c) *Stammspezifität.*

Eine Zusammenfassung der bisherigen Resultate findet sich in Tabelle 6, in der sowohl für die Fecundität wie für die Larvenschlüpfrate die Mittelwerte der vier Hauptlegewochen des H- und T-Stammes angegeben sind [1]. Die Überlegenheit des H-Stammes zeigt sich in Fecundität und Larvenschlüpfrate. Diese Aussage gilt in bezug auf die Schlüpfrate mit guter Sicherung nur für die ersten drei Wochen, da in der vierten Woche die individuelle Variabilität sehr gross wird. Der altersbedingte Schlüpfratenabfall ist somit beim H-Stamm, sofern man ihn auf die Anfangsrate bezieht, stärker als beim T-Stamm (Abb. 2 und 3, Tab. 2 und 6). Demgegenüber ist beim T-Stamm die Schlüpfrate grösseren täglichen Schwankungen unterworfen.

Diese Aussagen stützen sich auf die tägliche Gelegeprüfung von Einzelpaarzuchten während 14 Inzuchtgenerationen in strenger Selektion. Im Fertilitätscharakter hat sich in dieser Zeit keine Veränderung gezeigt. Als Belegbeispiel zu diesem Befund dient Tabelle 2. Sowohl für die Totaleizahl wie für die Wochen-Durchschnittsrate

---

[1] In einer vorläufigen Mitteilung habe ich (Reiff 1944) bereits die Hauptresultate bekanntgegeben.

sind die verwertbaren Versuchsresultate der Zuchten aus der 5./6. Generation denjenigen der 10./11. Generation gegenübergestellt. Die Daten beweisen die Unveränderlichkeit des Fertilitätscharakters, da die Mittelwerte, statistisch beurteilt, die gleichen geblieben sind.

TABELLE 2. — *Vergleich der Mittelwerte in Gesamteizahl und Schlüpfrate zwischen Zuchten der 5./6. Generation und 10./11. Generation.*

Versuche mit den Ausgangsstämmen H und T.

	H-Zuchten		T-Zuchten	
	5./6. Generation	10./11. Generation	5./6. Generation	10./11. Generation
Gesamteizahl	1710 ± 110	1602 ± 82	905 ± 59	907 ± 73
	%	%	%	%
Schlüpfrate				
1. Woche . .	93,7 ± 1,2	95.7 ± 0,9	78,7 ± 3,9	80,6 ± 1,9
2. Woche . .	93,0 ± 1,5	91,0 ± 2,2	73,1 ± 4,9	75,6 ± 2,2
3. Woche . .	80,3 ± 6,9	70,1 ± 8,1	58,4 ± 8,6	58,0 ± 5,1
4. Woche . .	49,2 ± 7,9	40,0 ± 7,9	27,2 ± 8,3	31,4 ± 9,1

Wie HADORN und ZELLER (1943, S. 259) ausgeführt haben, sind also „mit der H- und T-Gruppe zwei Fertilitätstypen mit erbkonstant unterschiedlichen Schlüpfraten ausgesondert worden".

Die Zusammenstellung der Resultate (Tab. 1) zeigt, dass von 41 Zuchten des H- und 43 Zuchten des T-Stammes nur 2 des ersteren und 4 des letzteren in die Variabilitätsbreite des andern Stammes hinübergreifen. Auf Grund dieser Befunde kann man von einer Stammspezifität sprechen. Wir verstehen darunter einen Fertilitätscharakter, dessen Variabilität durch gerichtete Selektion nicht verringert werden kann.

Als stammspezifische Merkmale für H und T gelten für alle weiteren Versuche: 1. Die Fecundität ist beim H-Stamm erheblich grösser als beim T-Stamm. 2. Der H-Stamm weist in den ersten drei Wochen des Weibchenalters eine statistisch gut gesicherte höhere Larvenschlüpfrate auf als der T-Stamm. In der

vierten Woche ist der Zustand ausgeglichener und schwankt individuell je nach der Qualität und Vitalität des Weibchens.

2. Die isogenen Stämme His und Tis und ihre Fertilitätstypen.

a) *Herstellung der Stämme.*

Nachdem die Fertilitätsmerkmale der H- und T-Typen festgestellt waren, ging ich dazu über, die Arbeit auch mit genetisch vollkommen einheitlichem Material, also mit isogenen Zuchten, als Parallele zu den H- und T-Stämmen zu ergänzen. In einzigartiger Weise eignet sich *Drosophila melanogaster* für den Aufbau solcher „homozygous stocks" (Muller 1936).

In einem Schema gebe ich eine kurze Zusammenfassung über die Art unserer Herstellung dieser Stämme:

H_1, H_2, etc. sei der doppelte Chromosomensatz eines Ausgangstieres mit postulierter Heterozygotie (je *a* oder *b*). In diesem speziellen Falle ist es ein Weibchen der H-Linie, also eine Wildform ohne besondere Kennzeichen im Phänotypus, nur mit charakteristischen Fertilitätsverhältnissen, die wahrscheinlich auf viele Gene in den verschiedenen Chromosomen zurückzuführen sind. Für die Kreuzungen werden nur die drei grossen Chromosomenpaare beachtet, nämlich das X-Chromosom (1) und die beiden grossen Autosomen 2 und 3. Dieses Weibchen kreuzt man mit einem Männchen, dessen zweites und drittes Chromosom durch dominante Faktoren markiert ist (Y = Y-Chromosom, S = Star, Cy = Curly, D = Dichaete).

$$♀ = \frac{H_1 a}{H_1 b}\,\frac{H_2 a}{H_2 b}\,\frac{H_3 a}{H_3 b} \times \frac{+}{y}\,\frac{S}{Cy}\,\frac{D}{+} = ♂$$

$$\downarrow$$

$$F_1: \quad \frac{H_1 a}{y}\,\frac{H_2 b}{S}\,\frac{H_3 b}{D} \times \frac{Cl\,B}{+}\,\frac{Cy}{+}\,\frac{In\,3R\,Sb}{+} = ♀$$

gleiches Männchen

$$F_2: \quad \frac{H_1 a}{y}\,\frac{H_2 b}{S}\,\frac{H_3 b}{D} \times \frac{Cl\,B}{H_1 a}\,\frac{Cy}{H_2 b}\,\frac{In\,3R\,Sb}{H_3 b} = ♀$$

$$\downarrow$$

$$\boxed{\frac{H_1 a}{H_1 a}\,\frac{H_2 b}{H_2 b}\,\frac{H_3 b}{H_3 b}}$$

In F_1 ist nur noch eine H-Chromosomengarnitur vorhanden (bei freier Kombination der *a*- und *b*-Elemente); die homologen 2. und 3. Chromosomen tragen dominante Markierungsgene. Ein so konsti-

tuiertes Männchen (ohne Crossing over!) wird nun für die weiteren Kreuzungen mit einem Weibchen aus einem separat hergestellten Stamm zusammengebracht, bei dem für die Chromosomen x, 2, 3 wiederum dominante Markierer und zugleich Crossing over-Unterdrücker enthalten sind (C = Crossing over-Unterdrücker (Inversion), l = Letalfaktor, B = Bar, Cy = Curly, In 3R = Inversion, Sb = Stubble). Unter den Nachkommen der zweiten Kreuzung (F_2) gibt es nun solche, die in allen drei Chromosomenpaaren einmal je ein Chromosom mit den H-Genen, dazu im homologen Chromosom je das Markierungsgen und damit auch den Unterdrücker für das Crossing over besitzen. Ein Weibchen mit einem solchen Chromosomensatz wird aus den Phänotypen ausgesucht und mit dem gleichen Männchen, das schon vorher als Vater verwendet wurde, in einer neuen Zucht gepaart. Unter den 48 möglichen Kombinationen muss es Tiere geben, die wieder den Phänotypus der Wildform zeigen. Diese Fliegen besitzen jetzt von der väterlichen und mütterlichen Seite her identische Chromosomen. Das bedeutet nun, dass jedes Gen eines Chromosoms im gleichen Allelzustand auch im homologen Chromosom vorhanden ist. Der neue Stamm ist damit isozygot oder isogen.

Als Ausgangsmaterial für diese Kreuzungen entnahm ich der zehnten Generation der H-Linie 20 Weibchen. Da jedes Weibchen einen eigenen Genotypus besitzt, der sich im isogenen Stamm verschieden auf die Fertilität auswirken könnte, war die Einzelzucht und die parallele Durchführung einer grösseren Anzahl von Kreuzungen nötig.

Die neu entstandenen isogenen H-Tiere werden in der bereits angegebenen Weise sofort auf ihre Fertilitätskomponenten geprüft. Die sich für die Zuchten mit H-Charakter eignenden Paare werden als Stämme angesetzt und weitergezogen. Die Selektion bezieht sich, wie bei den ursprünglichen Stämmen, auf die Merkmale: hohe Eizahl und hohe larvale Schlüpfrate. Der isogene H-Stamm trägt die Bezeichnung His.

Analog gestaltet sich die Herstellung des isogenen Stammes aus der zehnten Generation der T-Linie. Die Selektion gründet sich hier auf die Merkmale: mittlere Eizahl und mittlere oder früh abfallende larvale Schlüpfrate. Der isogene T-Stamm wird mit Tis bezeichnet.

b) *Allgemeine Merkmale der isogenen Stämme.*

Die P- und F_1-Generation der neuen Stämme werden für die Besprechung der Ergebnisse nicht verwendet, da es sich um „Anfangszuchten" handelt, die erst weiter in der Selektion geprüft werden mussten. Von F_2 an sind während zehn aufeinanderfolgenden Inzucht-Generationen zusammen 120 His- und Tis-Einzelzuchten beobachtet worden. Tabelle 3 gibt eine Übersicht der

dabei auftretenden Typen und der zusammenfassenden Mittelwerte.

Mit guter statistischer Sicherheit sind wieder die deutlichen Unterschiede der beiden Stämme in Fecundität und larvaler Schlüpfrate aufgetreten. Die Gruppierung nach frühem und

Tabelle 3. — *Übersicht über das Versuchsmaterial der isogenen Stämme.* Gegenüberstellung der Mittelwerte und Gruppierung der His- und Tis-Zuchten.

Fettgedruckte Zahlen = verwertet in Kurvenbildern (Abb. 5 und 6).

Typen des His-Stammes		Typen des Tis-Stammes	
Mittelwerte	*n*	Mittelwerte	*n*
Weibchenalter 28,5 ± 1,25	52	Weibchenalter 22,5 ± 0,9.	44
Gesamteizahl 1018,0 ± 61,7	43	Gesamteizahl 518,0 ± 30,7.	43
Anfangsrate 3.—5. Tag 92,8 ± 0,7.	48	Anfangsrate 3.—5. Tag 62,3 ± 3,3.	39
Kategorien	*n*	Kategorien	*n*
Anfangsrate 90—100% Ratenabfall 4. Woche .	**16**	Anfangsrate 80—90% Ratenabfall deutlich . .	**8**
Anfangsrate 90—100% Ratenabfall 2./3. Woche.	**9**	Anfangsrate 50—70% durchgehend tief	**20**
Anfangsrate über 90% grosse Schwankungen .	**13**	Schwankungen der Rate aber T-Charakter. . . .	**7**
Kurze Lebensdauer		Kurze Lebensdauer	
durchgehend hoch . . .	4	1. Woche 80—90%, Abfall	3
früher Abfall	4	durchgehend tief	7
Atypische Eier in Gelege .	13	Extrem kleine Eizahl oder abnorm tiefe Rate . .	6
Annäherung an Tis-Charakter. Rate nie 90%, immer tiefer als die His-Typen.	4	Annäherung an His-Charakter. Rate anfangs über 90%, immer höher als die Tis-Typen	6
Total Paare .	63	Total Paare . .	57

spätem Ratenabfall konnte auch beim His-Stamm durchgeführt werden. Der Tis-Stamm zerfällt wieder in Typen mit relativ hoher und tiefer Anfangsrate. Daraus ersieht man, dass bei den isogenen Zuchten im grossen und ganzen die gleichen Typen auftreten wie bei den ursprünglichen Stämmen. Das Zuchtmaterial der H- und T-Stämme war also für die genotypischen Grundlagen der Schlüpfrate durch die Selektion schon weitgehend isozygot geworden. Auch hier weisen nur wenige Ausnahmefälle des einen Stammes den Charakter des andern Stammes auf (bei His 4, bei Tis 6 Zuchten; vergl. Tab. 1 und 3). Aus den Mittelwerten (Tab. 3) ist zu ersehen, dass die unterscheidenden Merkmale noch verschärft sind. Die Tis-Weibchen leben weniger lang als die His-Weibchen. Die Eiproduktion ist bei beiden Stämmen geringer, behält aber ungefähr das gleiche Verhältnis von 2 : 1 bei. Die Anfangsrate liegt bei His auf dem gleichen Niveau wie beim H-Stamm, während bei Tis dieselbe um 20% reduziert ist.

c) *Fecundität.*

Vergleicht man die Fecunditätskurven in Abbildung 1 und 4, so fällt auf, dass die Eiproduktion bei den isogenen Stämmen stark reduziert ist. Es gibt hiefür zwei Erklärungsmöglichkeiten: Entweder war das Zuchtmaterial in bezug auf die Fecunditätsfaktoren trotz der Selektion noch genetisch uneinheitlich, oder es ist bei den Auskreuzungen für die isogenen Stämme zufällig eine fecunditätsabschwächende Kleinmutation ausgelesen worden.

Variabilität beim His-Stamm (Abb. 4). — Vereinzelte His-Weibchen produzieren in der ersten Legewoche gegen 100 Eier pro Tag. Die Mehrzahl legt aber in der optimalen Legezeit nur 60—70 Eier täglich. Oft schwanken die Eizahlen der ersten zehn Tage zwischen 20 und 40. Die individuelle Variabilität ist also sehr gross. In der zweiten Lebenshälfte liegen alle Tageswerte zwischen 0 und 30. Die His-Eiproduktionskurve liegt also durchgehend tiefer als beim H-Stamm, der annähernd lineare Verlauf der Tages- und Wochenkurven wird jedoch beibehalten.

Variabilität beim Tis-Stamm (Abb. 4). — Die Tis-Fecunditätskurve erreicht am dritten Lebenstag der Weibchen ihr Maximum, nachher fällt sie stetig ab. Die höchste Produktion von einigen

Weibchen beträgt 80 Eier pro Tag. Meistens werden aber in der optimalen Legezeit nur 30—60 Eier gelegt. Die Grenze der Einzelwerte der ersten Woche liegt etwa bei 70, in der zweiten Woche reicht sie noch bis 50 Eier. Von der dritten Woche an werden höchstens noch 30 Eier pro Tag gelegt. Viele Weibchen legen vom 18. oder 20. Lebenstag an keine Eier mehr, leben aber noch mindestens eine Woche lang. Somit liegt der vierte Wochenwert sehr tief. Von 61 Zuchten haben 8 Weibchen vom Beginn der Lege-

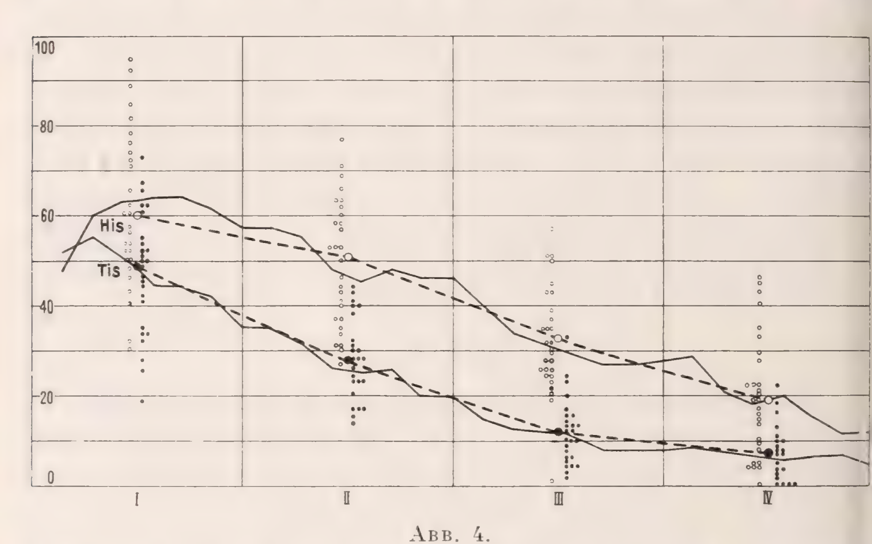


Abb. 4.

Fecundität der His- und Tis-Zuchten. Ordinate: Eizahl-Werte; Abszisse: Mutteralter I.—IV. Woche. Tagesdurchschnitt (ausgezogene Kurve) und Wochenmittelwerte (unterbrochene Kurve). His = 28 Paare (Wochenmittelwerte für Einzelzucht = kleine Kreise); Tis = 26 Paare (Wochenmittel für Einzelzucht = kleine Punkte).

tätigkeit an nur 10—20 Eier pro Tag geliefert, auch ihre Schlüpfrate war extrem schlecht (Tab. 3). Diese Beobachtungsserien wurden für die Kurven nicht verwendet.

Im Vergleich zur Fecunditätskurve des T-Stammes liegt diejenige des Tis-Stammes durchgehend tiefer, wobei aber wieder der lineare Charakter beibehalten wird.

d) *Schlüpfrate.*

Ratentypen beim His-Stamm (Abb. 5). — 16 Paare der „langlebigen" und normale Eier legenden His-Zuchten zeigen im Schlüpf-

raten-Verlauf den Fertilitätsabfall erst Ende der dritten oder anfangs der vierten Woche (Kurve 1). Dieser Typus entspricht also der guten H-Gruppe in Abbildung 2. Ein ähnlicher Fertilitätstypus mit frühem Ratenabfall, wie er auch für den H-Stamm gilt, ist für 9 His-Paare in Abbildung 5 aufgezeichnet (Kurve 2). In der ersten Woche tritt der H-Typus stark hervor, schon von der zweiten Woche an zeigen jedoch mehrere Weibchen eine schlechte Rate. Von der dritten Woche an werden meist noch recht viele Eier

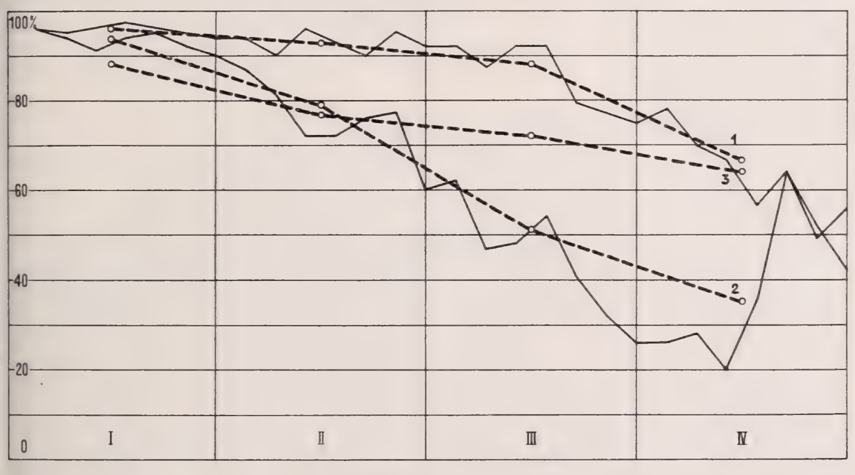


ABB. 5.

Schlüpfratentypen der His-Zuchten. Ordinate: Schlüpfrate in %; Abszisse: Mutteralter I.—IV. Woche. Tagesdurchschnitt (ausgezogene Kurve) und Wochenmittelwerte (unterbrochene Kurve). 1 = 16 Paare mit spätem; 2 = 9 Paare mit frühem Ratenabfall; 3 = 13 Paare mit Schwankungen der Rate.

geliefert, aber die Schlüpfrate liegt bei mehreren Zuchten schon um 0%. Dies hat zur Folge, dass der vierte Wochenwert tiefer liegt als beim Tis-Stamm. Die Faktoren, die den H-Charakter dieser Kategorie bestimmen, sind jedoch Anfangsrate und Eiproduktion.

Es ergibt sich die Notwendigkeit, 13 His-Paare zu einem dritten Typus zusammenzufassen (Kurve 3). Bei diesen Zuchten treten während der zweiten oder dritten Woche in der Schlüpfrate „Tiefenzacken" auf. Die Rate kann plötzlich um 50—80% fallen und während 2—3 Tagen auf sehr tiefen Prozentwerten verbleiben, um nachher sprunghaft wieder die vorherige Höhe zu erreichen. Durch diese Schwankungen erhalten selbstverständlich die Durchschnitts-

werte eine starke Senkung. In Abbildung 5 ist für diese Gruppe nur die Wochenkurve eingezeichnet.

Als Abnormitäten (13 von 68 Fällen) sind die gleichen abnormen Eitypen in verschiedenen Generationen wieder aufgetreten, wie sie sich schon beim H-Stamm zeigten (S. 164).

Ratentypen beim Tis-Stamm (Abb. 6). — Gegenüber dem T-Stamm ist bei den isogenen Tis-Zuchten die Rate mehrheitlich etwas verändert. Während den Versuchen zeigte sich bei 27 Weib-

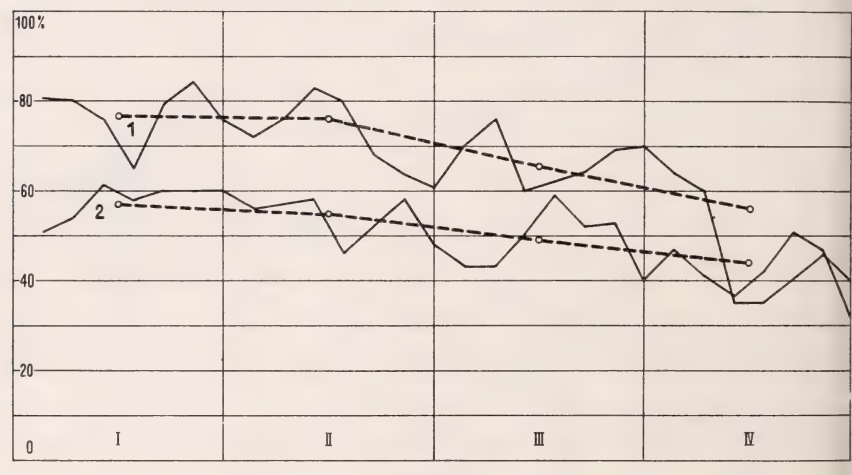


ABB. 6.

Schlüpfratentypen der Tis-Zuchten. Ordinate: Schlüpfrate in %; Abszisse: Mutteralter I.—IV. Woche. Tagesdurchschnitt (ausgezogene Kurve) und Wochenmittelwerte (unterbrochene Kurve). 1 = 15 Paare mit relativ hohem; 2 = 20 Paare mit tiefem Ratenstart.

chen vom Beginn bis zum Ende des Lebens eine durchschnittliche Rate zwischen 45 und 60% (Summenkurve für 20 Zuchten). Ein deutlicher Fertilitätsabfall lässt sich nicht feststellen. Die Tages-Einzelwerte weisen einen recht breiten Streuungsbereich (20—75%) auf, der sich mit zunehmendem Mutteralter nicht wesentlich verändert. Nur bei einzelnen Weibchen sinkt die Rate früh auf 0%. Durch den Ausfall einiger Weibchen mit kürzerer Lebensdauer ist die Rate der vierten Woche statistisch wenig sicher; sie erscheint zu hoch (Kurve 2). Neu ist bei diesem Tis-Typus der tiefe Start der Schlüpfrate, der beim ursprünglichen T-Stamm nie einen solch grossen Unterschied zum Hoch-Fertilitätstypus aufwies.

Abbildung 6 zeigt den Raten-Verlauf einer weiteren Tis-Gruppe, bei der die Rate in den ersten zwei Wochen relativ hoch ist (Kurve 1). Sie übersteigt an einzelnen Tagen 90%, doch kommen dazwischen immer wieder tiefere Werte vor. Dadurch erklärt sich der zackige Charakter der Tageskurve. Die Wochenmittelwerte liegen um 75% in der ersten und um 60% in der zweiten Lebenshälfte.

Wie zu erwarten war, hat sich bei den vorliegenden Versuchen der Fertilitätscharakter der isogenen Stämme während zehn Selektions-Generationen als stammspezifisches Merkmal unverändert erhalten.

3. Der *lgl/Cy*-Fertilitätstypus.

a) *Einführung.*

Zur Gewinnung von Vergleichsmaterial zu den Laboratoriums-Wildstämmen und wegen der Verwertung in den Transplantationsexperimenten wurde noch der balancierte Letalfaktorenstamm *lgl/Cy* [1] auf die beiden Fertilitätskomponenten geprüft. Dieser Stamm ist ebenfalls schon von Hadorn und Zeller (1943) untersucht worden.

Der *lgl*-Faktor wird im Stamm mit dem Faktor *Cy* kombiniert. *Cy* selbst ist im homozygoten Zustand ein Letalfaktor, und zudem für das zweite Chromosom ein Crossing over-Unterdrücker, da er mit Inversionen verbunden ist. Die *lgl/lgl*-Tiere wachsen zu grossen Larven heran, sterben aber vor der Verpuppung (Hadorn 1940). Entsprechend der Genkonstitution können also bei diesen Zuchten (es wird jeweils ein Paar von *lgl/Cy*-Fliegen geprüft) nur die 50% *lgl/Cy*- und 25% *lgl/lgl*-Nachkommen schlüpfen. Es ist also eine maximale Schlüpfrate von 75% zu erwarten (siehe Abb. 7 die Grenzmarkierung). Die *Cy/Cy*-Nachkommen sterben bei unseren Stämmen als kleine fertig ausgebildete Lärvchen noch innerhalb der Eihülle. Nur wenigen gelingt es — besonders wenn das Muttertier noch jung ist — aus der Eihülle zu schlüpfen, wobei sie sich aber nicht weiter entwickeln. Der *Cy*-Faktor bewirkt diese Letalität und trifft die sensiblen Phasen des Eischlüpfaktes oder der ersten Funktionen des Larvenlebens.

b) *Merkmale des lgl/Cy-Typus.*

Die Lebensdauer der vollwertigen *lgl/Cy*-Zuchten entspricht ungefähr derjenigen der H-Tiere. Als Mittelwert für das

[1] *lgl* = lethal giant larvæ; Locus: 2 — 0,0 ±. *Cy* = Curly; Locus: 2—8,5 ± mit Inversionen 2L und 2R.

Weibchenalter gelten 30,8 ± 1,6 Tage. Die Fecundität weist eine recht grosse Höhe auf. Die durchschnittliche Gesamteizahl pro Weibchen liegt um 1850 ± 95 Eier. In der ersten Lebenswoche sind Tageseizahlen von 120—130 Eier zu verzeichnen. Auch die zweite und dritte Woche weisen noch Tageseizahlen von 70—90 auf. Während der vierten Lebenswoche können diese Werte noch bei einzelnen Weibchen erhalten bleiben, meist sinken sie aber bedeutend. Sehr vitale Weibchen legen bis zum 35. Lebenstag recht viel Eier. Zu diesem langanhaltenden hohen Stand der Ei-

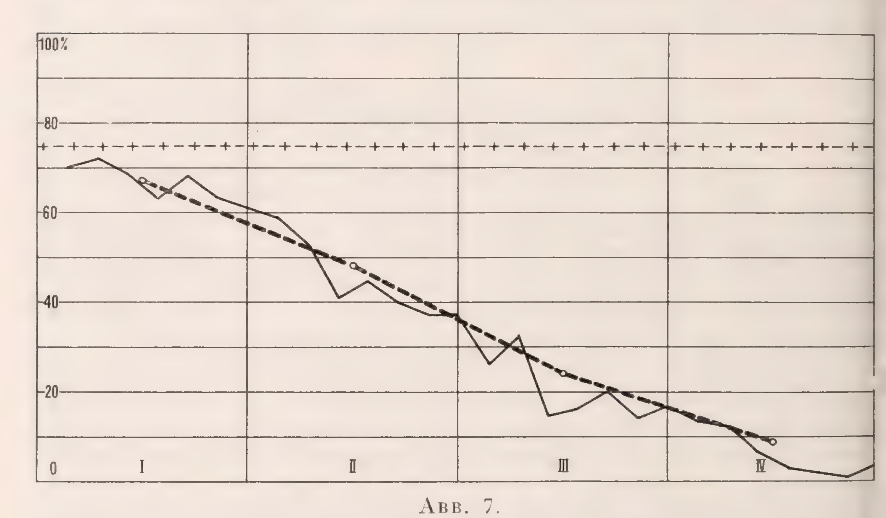


ABB. 7.

Schlüpfratenverlauf der *lgl/Cy*-Zuchten. Ordinate: Schlüpfrate in %; Abszisse: Mutteralter I.—IV. Woche. Tagesdurchschnitt (ausgezogene Kurve) und Wochenmittelwerte (unterbrochene Kurve) für 14 Zuchten. Schlüpfratengrenze von 75% ist markiert.

produktion läuft jedoch das Verhalten der Schlüpfrate nicht parallel (Abb. 7). Auf einen maximal hohen Start der Larvenschlüpfrate (75—80%) folgt schon innerhalb der ersten Woche ein leichter Rückgang. Die Streuung der Einzeldaten bleibt aber noch zwischen 55 und 75%. Mit zunehmendem Alter erfolgt ein kontinuierlicher Abfall der Rate. In der zweiten Woche ist die Streuung recht gross, sie erstreckt sich über 50—60%. Die dritte Woche ist charakterisiert durch eine Ansammlung der Einzelwerte im unteren Drittel der Prozentwerte. Die Einzeldaten der vierten Woche liegen extrem tief. Dieser eindeutige lineare Abfall kann nicht aufgehalten

werden durch wöchentliche Zugabe von jungen Männchen — eine Tatsache, die von HADORN und ZELLER erstmals an diesem Stamm festgestellt wurde.

Der *lgl/Cy*-Stamm repräsentiert einen vollständig neuen Schlüpfratentypus. Nach maximal hohem Start setzt sofort ein kontinuierlicher Ratenabfall ein. Unterschiede in der Stärke des Abfalles, wie sie bei den H- und His-Einzelzuchten auffallen, bestehen hier nicht. Innerhalb der geringen stammeigenen Variabilität laufen alle Wertserien der Einzelzuchten parallel.

4. Morphologische Untersuchungen.

Um über die Fecunditätsunterschiede weitere Aufschlüsse zu erlangen, habe ich die beiden Stämme H und T auch in morphologischer Hinsicht untersucht. Bei den Weibchen geben Vergleichsmessungen in bezug auf Gewicht und Ovariengrösse wertvolle Anhaltspunkte.

Um Umwelteinflüsse möglichst auszuschalten, werden genau gleiche Zuchtbedingungen eingehalten. Aus einem 36 Stunden alten Massenzuchtgelege werden je 60 Larven (männlich und weiblich) des H-, resp. T-Stammes in eine frische Futterschale umgesetzt. Diese Zuchtschale (Durchmesser = 14 cm) wird vorher mit 100 ccm Mais-Agar-Futter ausgegossen und die Futteroberfläche mit 6 Tropfen Hefelösung überstrichen. Die Tiere bleiben bis zur Vollendung der Imagoentwicklung unter möglichst konstanter Temperatur (24,5 ± 0,5° C.) in der Schale.

a) *Gewichtsverhältnisse.*

Für diese Untersuchungen diente eine Mikro-Waage mit Empfindlichkeit 1/100 mg. Bei den Eiern sind keine Gewichtsunterschiede festzustellen; 10 Eier des H- oder T-Stammes wiegen 7,5—7,9 mg (je 10, 20, 30, etc. Eier gewogen, $n = 20$ Ablesungen).

Für die Imagines sind zwischen den Stämmen Gewichtsdifferenzen charakteristisch. Die Fliegen werden unter optimalen Zuchtbedingungen gehalten (pro Flasche 15 Paare), vom ersten Lebenstag an in Abständen von 5 zu 5 Tagen gewogen und in neue Flaschen umgesetzt.

Aus Tabelle 4 kann man ersehen, dass im Zeitpunkt der maximalen Eiproduktion (4.—10. Tag) das Weibchengewicht allgemein am grössten ist. In dieser Zeitspanne sind die Ovarien am grössten, was sich auf das Körpergewicht auswirkt. Ferner weisen die Tiere beider Geschlechter des T-Stammes während des ganzen Lebens

Tabelle 4. — *Gewichtsverhältnisse von H- und T-Imagines in verschiedenem Alter.*

Körpergewicht in 1/100 mgr	H-Stamm				T-Stamm			
	Weibchen	*n*	Männchen	*n*	Weibchen	*n*	Männchen	*n*
1. Lebenstag	108 ± 1,6	30	76 ± 0,9	30	124 ± 2,3	30	82 ± 0,4	30
5. Lebenstag	136 ± 2,4	29	69 ± 1,3	28	149 ± 1,5	28	85 ± 0,9	27
10. Lebenstag	120 ± 1,6	25	71 ± 0,9	22	155 ± 2,7	26	87 ± 1,0	22
15. Lebenstag	120 ± 1,9	19	70 ± 0,9	17	133 ± 0,6	20	87 ± 1,7	18
20. Lebenstag	125 ± 1,6	13	70 ± 0,6	11	144 ± 2,4	12	89 ± 1,3	10

grösseres Körpergewicht auf als die parallel geführten H-Tiere. Wir haben nun festgestellt, dass beim H-Stamm die Verpuppung 12—18 Stunden früher erfolgt als beim T-Stamm, dementsprechend wird auch die Schlüpfreife früher erreicht. Da die T-Fliegen als Larven ca. ½ Tag länger leben und wahrscheinlich in der Fressperiode mehr Futter zu sich nehmen, könnte das Mindergewicht der H-Tiere in ihrer kürzeren Larven-Lebenszeit begründet sein.

b) *Ovargrössen.*

Ein Vergleich zwischen Längen- und Breiten-Durchmesser der Ovarien bei beiden Stämmen ermöglicht keine genauen Aussagen. Die Grösse der Ovarien ist jeweils vom momentanen Zustand und der Zahl der sich im Reifungsprozess befindenden Eier abhängig. Von den Messungen, die bei 5—6 Tage alten Weibchen mit dem Zeichenapparat durchgeführt wurden, seien lediglich folgende Mittelwerte erwähnt:

H-Weibchen ($n = 72$):

Ovarlänge	in $^1/_{1000}$ mm	1276 ± 7,7
Ovarbreite	,, ...	808 ± 6,9

T-Weibchen ($n = 68$):

Ovarlänge	in $^1/_{1000}$ mm	1238 ± 0,8
Ovarbreite	,, ...	765 ± 8,6

Die Tatsache, dass bei den H-Ovarien die Breite grössere Werte aufweist als bei den T-Ovarien, führte mich zur Prüfung der Eischlauchzahl. Für diese Untersuchungen wurden die

Ovarien in Ringerlösung herauspräpariert und die feinen Endfäden der Eiröhren mit Nadeln freigelegt und gezählt.

Es ist bekannt (Dobzhansky 1924, Geigy 1931, Gleichauf 1936, Geigy und Aboim 1944), dass die Ovariolenzahl eines Stammes stets eine beträchtliche Variabilität aufweist. Es werden Zahlen von 10—21 Ovariolen pro Ovar angegeben. Bei meinen Hauptstämmen habe ich nun folgende Zahlenverhältnisse angetroffen (rund 150 Untersuchungen): T-Stamm 12—20, H-Stamm 16—26, *lgl/Cy*-Stamm 18—30 Ovariolen pro Ovar. Es zeigt sich also, dass beim T-Stamm mit der geringsten Eiproduktion auch die kleinste Zahl von Ovariolen anzutreffen ist. Noch besser ist dies aus der Gegenüberstellung der Mittelwerte der Ovariolenzahl pro Weibchen in Tabelle 5 ersichtlich.

Überraschend ist die Feststellung, dass sowohl beim H-Stamm, wie auch beim T-Stamm, abgesehen von zwei Fällen, die auf Beobachtungsfehlern beruhen könnten, stets gerade Zahlen in der Ovariolenzahl auftreten (rund 100 Untersuchungen). Beim *lgl/Cy*-Stamm besteht diese strenge Bindung an gerade Zahlen nicht, obwohl eine deutliche Bevorzugung gerader Werte auffällt. Dagegen scheint festzustehen, dass bei Auftreten von ungeraden Zahlen stets beide Ovarien eines Tieres solche Werte besitzen, sodass die Gesamtzahl der Eischläuche eines *lgl/Cy*-Tieres doch eine gerade ist. Da die Variabilität in der Ovariolenzahl recht bedeutend ist, führe ich für die beiden Grundstämme eine detaillierte Aufstellung an, aus der die Häufigkeit der einzelnen Ovariolenzahlen zu ersehen ist:

Ovariolenzahl.	12	14	16	18	20	22	24	26
	Anzahl der Fälle							
T-Weibchen								
Ovar links	1	6	12	21	9	1		
Ovar rechts	3	10	15	15	7			
H-Weibchen								
Ovar links			2	8	16	16	4	5
Ovar rechts			6	11	14	13	4	3

Den untersuchten Stämmen ist also gemeinsam (Tab. 5), dass jeweils pro Tier eine gerade Zahl von Ovariolen erreicht wird. Offenbar hängt dies mit frühembryonalen Teilungen der Polzellen zusammen. Die Verteilung der Polzellen würde nach diesen Befunden nicht immer gleichwertig nach beiden Seiten des Tieres stattfinden. Gleich grosse Ovarien eines Weibchens (rechtes und linkes Ovar gleiche Eischlauchanzahl) treten nur in ca. ein Viertel bis ein Drittel der untersuchten 140 Fälle auf. Nach den gemachten Feststellungen ist allgemein die linke Seite bevorzugt.

Tabelle 5. — *Variabilität der Ovariolenzahl und Vergleich der morphologischen Daten mit Gesamteizahl.*

	T-Stamm	H-Stamm	*lgl/Cy*-Stamm
Variabilität in Ovariolen-Zahl pro Weibchen	26 — 40	32 — 52	38 — 54
Zahl links grösser	48%	45%	52,5%
» rechts grösser	26%	24%	20 %
» gleich gross	26%	31%	27,5%
Mittelwert der Ovariolen-Zahl pro Weibchen	34 ± 0,57 $n = 50$	41 ± 0,62 $n = 51$	46 ± 0,66 $n = 40$
Gesamt-Eizahl	783 ± 64,4	1561 ± 77,8	1850 ± 95

Huettner (1923) hat die Bildung der Polzellen genau untersucht. Er spricht von 5—11 im hintern Polplasma entstehenden Polzellen, die sich nun vom Ei separieren und einen eigenen Teilungsrhythmus erhalten. Poulson (1937) verfolgt das Schicksal der Polzellen weiter. Er kann ihr Einwandern im hintern Fünftel des Eies feststellen. Nach der Invagination der Pol- oder Keimzellen gelangen diese in die Region des Mitteldarmes. Hier sind sie noch frei, lassen sich aber nur schwierig von den Entodermzellen unterscheiden. Geigy (1931) hat die gleiche Feststellung gemacht. Bald darauf werden die Keimzellen von Mesoderm umgeben und nach kurzer Zeit sind separate Gonaden gebildet. Poulson hat keine

Zwischenstadien finden können, und auch über die Verteilung der Polzellen auf rechte und linke Körperhälfte fehlen die Angaben. GEIGY (1931) kann über diese schwierig zu verfolgenden Vorgänge auch keine weiteren Aussagen machen.

Die UV-Bestrahlung (GEIGY 1931, 1944) hat ergeben, dass die Polzellen vor allem für die Bildung der Ei- und Nährzellen in den Ovariolen verantwortlich sind. Die Eischläuche selbst können scheinbar vom Mesoderm selbst gebildet werden, unterstehen aber wahrscheinlich einem induzierenden Einfluss der Polzellen. GEIGY hat festgestellt, dass polzellenlose Ovarien 6—16, normale Ovarien 16—21 Ovariolen besitzen. Aus diesem Grunde nehmen wir an, dass die Variabilität in der Ovariolenanzahl und vor allem die geradzahligen Verhältnisse mit den frühembryonalen Teilungen und Wanderungen der Polzellen in Zusammenhang stehen.

c) *Ovargrösse und Leistung.*

Die Mittelwerte der Ovariolenzahl (Tab. 5) lassen klar erkennen, dass den Stamm-Unterschieden in der Eiproduktion morphologische Verschiedenheiten zugrunde liegen. Diese Unterschiede im Ovarbau reichen jedoch nicht aus zur Erklärung der Eizahl-Unterschiede. Wenn wir nämlich die Gesamteizahl durch die Ovariolenzahl teilen, so erhalten wir stark verschiedene Produktionsraten pro Ovariole und pro Fertilitätsperiode. Es liefert ein T-Eischlauch 23 Eier, ein H-Eischlauch 38 Eier und ein *lgl/Cy*-Eischlauch 40 Eier. Somit erfolgt die Eibildung in den Ovariolen der verschiedenen Stämme mit unterschiedlicher Geschwindigkeit.

5. DISKUSSION DER ERGEBNISSE.

Unsere exakte Methodik der täglichen Prüfung von Fecundität und Larvenschlüpfrate an Einzelpaarzuchten der beschriebenen Selektionsstämme ermöglicht eine statistische Beurteilung allgemeiner Fertilitätsprobleme.

a) *Vergleich der Stämme.*

Die Versuchsanordnung ist in allen Einzeluntersuchungen dieses Kapitels so gehalten worden, dass der Einfluss des Männchens in

optimalen Zuständen registriert werden konnte. Stets sind die beiden Geschlechter desselben Genotypus gepaart worden. Dadurch erhielt man die Möglichkeit, die stammspezifische Variabilität der Fertilitätskomponenten (Fecundität und larvale Schlüpfrate) zu erfassen.

Die Fecunditätsprüfung stellt die quantitative Leistung der Weibchen in den Vordergrund (Grösse der Eiproduktion). Die Schlüpfratenprüfung ermittelt die qualitative Leistung in der Fertilität („Güte" der Eier, die die Grösse der Nachkommenzahl bedingt). Als übergeordneter Faktor beeinflusst das Alter des Muttertieres beide Fertilitätskomponenten und zwingt ihnen eine gesetzmässige Dynamik auf. Stets ist mit zunehmendem Mutteralter für das quantitative und qualitative Verhalten der Fertilität eines Stammes ein charakteristischer Abfall von einem in der Jugend erreichten stammspezifischen Höchstwert festzustellen.

Die Höchstwerte, besonders aber der altersbedingte Fertilitätsabfall, weisen eine recht grosse Variabilitätsbreite auf. Die Verschlechterung kann rasch oder aber erst allmählich erfolgen; sie kann entweder speziell für die Fecundität oder für die Rate eintreten. Eine strenge zeitliche Korrelation im Abfall von Eizahl und Schlüpfrate besteht für die untersuchten Stämme nicht. Tabelle 6 gibt eine Übersicht über die Variabilität in Eiproduktion und Schlüpfrate bei den verschiedenen Stämmen während der vier Lebenswochen. Für alle weiteren Versuche ist wichtig, die Grösse der Variabilität jedes Genotypus festzulegen. Es ist daher in Tabelle 6 die parallele Aufzeichnung des Mittelwertes mit seinem mittleren Fehler und die Schlüpfratenstreuung der Einzelzuchten berücksichtigt worden. Auf diese Art ist die Überlappung der Streuungsbreite in der Schlüpfrate bei alternden Weibchen verschiedener Genotypen besser ersichtlich. (Für die Fecundität siehe Abb. 1 und 4 mit der Wochenwertstreuung.) Innerhalb der charakteristischen Variabilität sind die Unterschiede zwischen den Hauptstämmen (H oder His gegenüber T oder Tis) in den ersten drei Wochen deutlich gesichert. Jeder Genotypus vertritt einen spezifischen und variabilitätskonstanten Fertilitätstypus in Fecundität und Larvenschlüpfrate.

Die Güte der Gesamt-Fertilität eines Stammes lässt sich erst durch Kombination aller angeführten Faktoren beurteilen. Zu solchen Vergleichszwecken kann man die beiden Fertilitätskomponenten als bestimmende Grössen stammtypischer Flächen auffassen. Die quantitative Fertilitätskomponente als absoluter Wert der

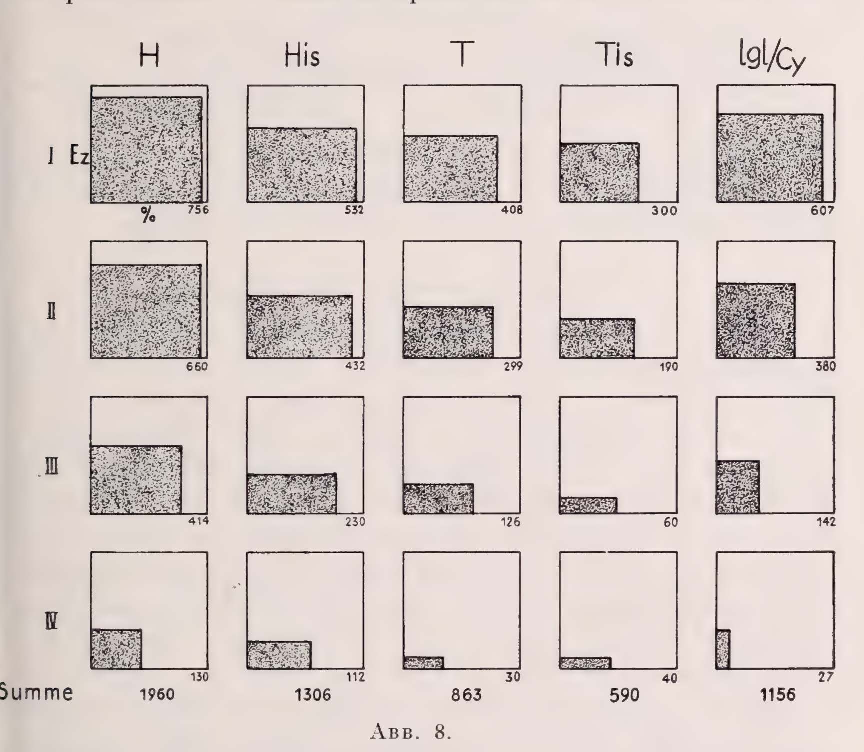


ABB. 8.

Vergleich der Gesamtfertilität der Grundstämme H, T, His, Tis, *lgl/Cy*, geordnet nach Wochenwerten des Mutteralters I—IV. Einzelquadrat: Ordinate = Eizahl, Abszisse = Schlüpfrate in %, punktierte Fläche = Fertilitätswert. Kleine Zahlen = Inhalt der punktierten Fläche in Einheitsquadraten. Summenzahlen dienen zum Vergleich der Fertilitätswerte von Stamm zu Stamm.

Eizahl wird senkrecht, die qualitative Fertilitätskomponente als Prozentwert der Larvenzahl waagrecht eingetragen. Die entstandene Fläche gibt den Fertilitätswert an. Der Zeitfaktor ist durch die senkrechte Anordnung der vier Wochenflächen zum Ausdruck gebracht. Diese Darstellung, wie sie in Abbildung 8 festgehalten ist, hat den Vorteil, dass der Inhalt

der Flächen in Einheitsmassen direkt einander gegenübergestellt werden kann. Die Summe der vier Flächeninhalte gibt ein direktes Mass für die Gesamtfertilität eines Stammes. (Kleine Zahlen = Flächeninhalt in Einheitsmass der Originalzeichnung; 10 Eier oder 10% der Rate = 3 mm.) Daraus resultiert folgendes Ergebnis:

H-Stamm-Fertilität	2,3 mal grösser als T
His-Stamm-Fertilität	2,2 mal grösser als Tis
lgl/Cy-Stamm-Fertilität [1] . . .	eigene intermediäre Lage

Über die bedingenden Einflüsse für das Zustandekommen der Gesamtfertilität kann an dieser Stelle noch nicht viel ausgesagt werden (siehe Zusammenstellung am Ende der Arbeit).

b) *Variabilität, Selektion und Isozygotie.*

Es ist ohne weiteres klar, dass bei stark heterozygoten Organismen die Nachkommen eine reiche Variabilität der äusseren Merkmale aufweisen. Dies hat auch Geltung für physiologisch zu untersuchende Vorgänge. Würde man von einem wild eingefangenen *Drosophila*-Paar die Nachkommen auf ihre Fertilität prüfen, so könnte man voraussichtlich nie sofort einen mehr oder weniger einheitlichen Fertilitätstypus erhalten. Erst eine Selektion auf einen bestimmten Typus (herausgewählt aus dem Streuungsbereich der ursprünglichen Zucht) garantiert eine Reduktion der Variabilität. So entsteht ein Genotypus, für den wieder eine gewisse Variabilitätsbreite typisch ist, innerhalb deren Bereich eine fortgesetzte Selektion keine streuungsverringernde Wirkung mehr hat. In einem solchen Zustand waren die Stämme H und T schon beim Start der Versuche, da sie von Herrn Prof. E. Hadorn schon während Jahren in Selektion gehalten wurden.

Es ist durchaus verständlich, dass bei den durchgeführten Versuchen mit Hoch- und Tief-Stämmen eine relativ grosse Variabilität vorhanden ist. Physiologische Vorgänge, die für die Fortpflanzung in Frage kommen, sind polygen, also von vielen Erbfaktoren kontrolliert — Mutanten haben ja meistens einen Einfluss auf die

---

[1] Für eine Einordnung des *lgl/Cy*-Stammes ist die Eizahl stets um 25% reduziert worden, wobei die letalen *Cy/Cy*-Nachkommen theoretisch nicht einberechnet werden. Dadurch ist selbstverständlich die Schlüpfrate höher geworden als sie in Abbildung 7 eingezeichnet ist.

Fertilität. Expressivität und Penetranz der Fertilitätsgene können durch äussere und innere Faktoren von Tier zu Tier in minimalem Masse verändert werden und sich in Quantität und Qualität des Geleges auswirken.

TABELLE 6. — *Zusammenfassung der Grundversuche mit den fünf Hauptstämmen.*

Variabilität in Fecundität und Schlüpfrate.

Stamm	Fecundität (Eizahl)		Schlüpfrate in Prozent										
	Woche	Mittelwert	Mittelwert	Anzahl der Fälle (Einzelpaare)									
				100–90	90–80	80–70	70–60	60–50	50–40	40–30	30–20	20–10	10–0
H	I	89 ± 3,3	94,7 ± 0,6	23	2								
	II	79 ± 3,2	92,6 ± 1,0	21	5	2							
$n = 28$	III	58 ± 4,3	75,5 ± 4,6	10	3	4	4	1	1	1	1		1
	IV	33 ± 4,2	43,7 ± 6,7	2	2		1	2	2	2	3	2	3
His	I	64 ± 3,1	93,5 ± 0,6	21	6								
	II	53 ± 2,5	90,8 ± 2,1	14	8	3		2					
$n = 27$	III	33 ± 2,3	77,2 ± 3,6	6	11	3		3	1		2		
	IV	22 ± 2,6	53,8 ± 5,9	1	4	4	5	5		1			6
T	I	56 ± 4,8	78,6 ± 2,1	2	9	9	2	1	1				
	II	42 ± 3,9	77,0 ± 1,8	1	8	12	4	1					
$n = 29$	III	25 ± 3,2	60,2 ± 4,0		1	9	7	3	1	2	1		2
	IV	9 ± 2,2	33,4 ± 6,8				2	2	4		1		5
Tis	I	49 ± 2,5	67,5 ± 3,2	1	5	5	9	4		1	2		
	II	31 ± 1,7	64,3 ± 3,1	1	2	7	11	4		2		2	
$n = 29$	III	14 ± 1,7	48,6 ± 4,5		2	3	6	2	5	6	1	2	2
	IV	9 ± 1,4	44,0 ± 6,3				3	4	2	2			2
lgl/Cy	I	75 ± 3,8	90,7 ± 1,2	9	5	1							
	II	63 ± 3,8	65,9 ± 3,6	1	2	6	1	1	4		1		
$n = 16$	III	45 ± 4,5	35,5 ± 4,7			2	1	1	1	2	2	3	2
	IV	31 ± 5,8	11,1 ± 3,2					1			1	2	7

Zunächst überrascht, dass bei den isogenen Stämmen die Variabilitätsgrösse nicht stärker reduziert ist (mittlere Fehler in Tab. 6). Dieser Befund deutet auf die schon weitgehende Isozygotie der Grundstämme hin. Trotz genetisch einheitlichem Material ist für die physiologischen Vorgänge eine bedeutende Variabilität charak-

teristisch. Die Mittelwerte der Fertilitätskomponenten lassen sich dennoch deutlich von Stamm zu Stamm (H bezw. His gegenüber T bezw. Tis) unterscheiden, wodurch die Stammspezifität gesichert bleibt. Diese stammspezifischen Merkmale haben sich bei den Grundstämmen während 14, bei den isogenen Stämmen während 10 Selektions-Generationen ohne feststellbare Fertilitätsveränderung erhalten.

c) *Männchenwechsel.*

Man kann sich die Frage stellen, ob die Variabilität von Fecundität und Larvenschlüpfrate durch die Männchen hervorgerufen wird. Versuche von Guyénot (1913) und Hanson und Ferris (1929) haben gezeigt, dass unbefruchtete Weibchen bedeutend weniger Eier legen als begattete. Röntgenbestrahlte, sterile Männchen beeinflussen schon stimulierend die Eiproduktion durch die Kopulation. Hadorn und Zeller (1943) haben stets von Anfang an Männchen den Zuchten beigegeben, dann aber allwöchentlich die Männchen gegen junge frischgeschlüpfte ausgewechselt. Sie haben durch diese Versuchsanordnung den altersbedingten Fecunditäts- und Schlüpfratenabfall nicht aufhalten können (speziell *lgl/Cy*-Serie).

Ich bin dieser Frage nach dem Wechsel des stammgleichen Männchens nur soweit nachgegangen, als ich bestrebt war, den „Faktor Männchen" ständig optimal zu halten. Von total 42 Fällen mit Männchenwechsel haben ein Drittel mit einer vorübergehenden Ratenverbesserung reagiert. Es handelte sich dabei immer um Zuchten, die eine schlechte oder abnorm früh abfallende Rate aufwiesen. Eine Wirkung auf die Eiproduktion habe ich nie feststellen können. Diese Tatsache weist darauf hin, dass das Anfangsmännchen wahrscheinlich nicht voll fertil war und daher das optimale physiologische Geschehen für den Befruchtungsablauf gestört war. Parallelzuchten mit zunächst unbefruchtet gehaltenen Weibchen, denen erst nach einer Woche ein Männchen zugesetzt wurde, haben nie den stammtypischen Fertilitätsverlauf erreichen können, weder quantitativ noch qualitativ. Der stammspezifische Fertilitätstypus kann nur eingehalten werden, wenn das Weibchen sofort mit einem voll

fertilen Männchen besamt wird, damit von Anfang an die Stimulation für Eiproduktion und die normale Befruchtungsfähigkeit gesichert ist.

d) *Eiproduktion und Lebensdauer.*

Normalerweise stellen die *Drosophila*-Weibchen die Eiproduktion erst kurze Zeit vor dem Tode ein. Die Gesamtproduktion wird dadurch zu einer Funktion der Lebensdauer. In der Einzelbesprechung ist aber schon ausgeführt worden, dass die Lebensdauer in meinem Material von Stamm zu Stamm nicht stark verschieden ist. Trotzdem bestehen beträchtliche Unterschiede in der Totaleizahl. Zu Vergleichszwecken sind die Resultate dieses Problemkreises in der Tabelle 7 zusammengestellt. Ein Vergleich der mittleren Tagesproduktion aller verwertbaren Zuchten zeigt das deutliche Überwiegen der Hoch-Stämme.

Da die Lebensdauer grossen individuellen Schwankungen unterworfen ist, lässt sich die Frage diskutieren, ob eine Korrelation besteht zwischen Eiproduktion und verschiedenem Alter der Tiere innerhalb desselben Stammes. Die Behandlung dieser Frage ist insofern interessant, als ALPATOV (1932) eine negative Korrelation gefunden hat, dass also bei kurzem Leben die tägliche Legeleistung höher ist. Dies würde also der PEARL'schen „rate of living"-Theorie entsprechen (PEARL und PARKER 1922). Schon HADORN und ZELLER fanden aber, dass in ihren Zuchten „langes Leben mit hoher Tagesproduktion parallel geht" (S. 293). In jenen Versuchsserien war ein Unterschied in der Lebenslänge zwischen der H- und T-Gruppe festzustellen. Das vorliegende Versuchsmaterial gestattet uns, für kurzes Leben (12—18 Tage), mittlere Lebensdauer (20—26 Tage), langes Leben (28—35 und mehr Tage) Totaleizahl und durchschnittliche Tageszahl bei jedem Stamm zusammenzustellen (Tab. 7).

Wir können aus Tabelle 7 entnehmen, dass zunächst verständlicherweise die Totaleizahl bei jedem Stamm für die längerlegenden Zuchtpaare grösser wird, entsprechend der Anzahl Legetage. Rechnet man aber die durchschnittliche Tagesproduktion an Eiern für die verschieden-lang-lebenden Gruppen aus, so erhält man das überraschende Ergebnis, dass diese Werte keine Veränderung erfahren. Das heisst also: Das kurzlebige Weibchen leistet pro Tag gleich viel wie das lang-

Tabelle 7. — *Die Beziehungen zwischen Eiproduktion und Lebensdauer.* Mittelwerte für Gesamtmaterial der Stämme (obere Hälfte) und für die Gruppen mit verschiedenem Alter innerhalb eines Stammes (untere Hälfte der Tabelle).

	H-Stamm	T-Stamm	His-Stamm	Tis-Stamm
Lebensdauer	29,2 ± 1,1 $n = 32$	27,7 ± 1,5 $n = 31$	28,5 ± 1,3 $n = 52$	22,5 ± 0,9 $n = 44$
Gesamteizahl .	1561 ± 77,8 $n = 33$	783 ± 64,4 $n = 33$	1018 ± 61,7 $n = 43$	518 ± 30,7 $n = 43$
Eizahl pro Lebenstag .	58,3 ± 2,4 $n = 33$	31,2 ± 3,0 $n = 33$	36,1 ± 1,5 $n = 38$	23,5 ± 1,1 $n = 43$
Kurzes Leben Totaleizahl . Tageszahl .	 1002 ± 103,7 53,5 ± 5,4 $n = 8$	 528 ± 46,4 29,2 ± 2,0 $n = 8$	 600 ± 50,1 37,0 ± 2,4 $n = 11$	 380 ± 39,4 24,9 ± 2,6 $n = 12$
Mittleres Leben Totaleizahl . Tageszahl .	 1531 ± 111,2 56,6 ± 4,3 $n = 8$	 650 ± 43,1 27,3 ± 1,9 $n = 10$	 828 ± 54,0 34,5 ± 2,6 $n = 14$	 544 ± 31,3 24,0 ± 1,5 $n = 18$
Langes Leben Totaleizahl . Tageszahl .	 1915 ± 63,7 53,9 ± 2,4 $n = 13$	 900 ± 54,8 26,6 ± 2,2 $n = 12$	 1422 ± 88,1 37,3 ± 1,8 $n = 15$	 771 ± 51,2 25,0 ± 1,4 $n = 11$

lebige. Die geringe Lebensdauer kann also nicht auf sehr frühem Verbrauch der Vitalität wegen abnorm grosser Eiproduktion beruhen. Die Pearl'sche Rate of living-Theorie lässt sich demnach bei unseren Rassen nicht anwenden, weder für den Vergleich der Stämme, noch für die Beziehungen zwischen Vitalität und Fecundität innerhalb desselben Genotypus. Die verschiedene Lebensdauer hat auf die Rate keinen Einfluss; die Gruppen mit frühem oder spätem Ratenabfall weisen Tiere mit ungleich-langem Leben auf.

e) *Morphologische Grundlagen und Schlussfolgerungen aus den Grundversuchen.*

Die grossen Eizahlunterschiede der Hoch- und Tief-Stämme lassen sich durch den Ovarbau selbst nur zum Teil erklären. Obschon die Ovariolenzahl bei den Rassen mit hohen Fecunditätswerten (H und *lgl/Cy*) grösser ist als beim T-Stamm, reicht doch der Unterschied nicht aus für die effektive Mehrleistung. Dies weist auf die Tatsache hin, dass die physiologischen Bedingungen innerhalb des Weibchenkörpers für die stammspezifischen Fecunditätsmerkmale entscheidend sind. Der durch Männchenwechsel nicht beeinflussbare Altersabfall der Gesamtfertilität deutet seinerseits auch auf die Wichtigkeit von Zustandsänderungen des Weibchens hin.

Es liegt nun die Aufgabe vor, diese entscheidenden physiologischen Vorgänge experimentell mittels Kreuzungs-, Injektions- und Transplantationsexperimenten zu prüfen.

IV. KREUZUNGEN VERSCHIEDENER STÄMME

a) *Einführung.*

Da sich bei den Grundversuchen erbliche Variabilitätsunterschiede zwischen den verschiedenen Stämmen zeigten, sollten reziproke Kreuzungsversuche über den Einfluss des männlichen Genotypus und über die weiblichen Reaktionsnormen Aufschluss geben. Die Fertilitätsprüfungen werden wieder in der angegebenen Weise durchgeführt, mit der Ausnahme, dass nun die beiden Geschlechter des Versuchspaares aus entgegengesetzten Stämmen, H oder T, entnommen werden. Mit dieser Versuchsanordnung wird also erstrebt, den direkten Einfluss des stammfremden Ejakulates zu ermitteln. Die Bastarde, d. h. die gelieferten Nachkommen wurden dagegen nicht weiter auf ihre Fertilitätskomponenten geprüft. Diese Versuche unterscheiden sich demnach von den Untersuchungen von Hyde (1914, 1924), der die Fertilität von mehreren Generationen nach den Kreuzungen geprüft hat.

Als Hauptfragen unserer Versuche sind zu beachten: 1. Bleiben die Fecunditätswerte gleich ? 2. Treten Verschiebungen der Anfangsrate

auf ? 3. Bleibt der altersbedingte Schlüpfratenabfall bestehen ? 4. Sind Unterschiede in der Lebensdauer festzustellen ?

Die Experimente wurden nach fünf Inzuchtgenerationen der reinen Stämme begonnen und die Versuchstiere jeweils den fünf folgenden Generationen entnommen.

Die Hauptergebnisse der Auskreuzungen wurden bereits in einer kurzen Mitteilung (Reiff 1944) besprochen und damals gesamthaft den reinen Stämmen gegenübergestellt. An dieser Stelle soll nun eingehend auf die Variabilität und die allgemeine Diskussion eingegangen werden.

b) *Fecundität und Lebensdauer.*

Da das Männchen die Eiproduktion stimuliert (S. 188), wäre zu erwarten, dass nun in unserem Falle das H-Männchen die Eiproduktion bei einem T-Weibchen steigern kann. Im reziproken Experiment könnte eine Reduktion der Fecundität erwartet werden. Eine Gegenüberstellung der Durchschnittswerte in der Totaleizahl des ganzen Lebens (Tab. 8) widerlegt aber diese Vermutung.

Tabelle 8. — *Mittelwerte für Gesamteizahl und Weibchenalter bei den reinen Stämmen und den Kreuzungen.*

Typus	Gesamteizahl	*n*	Weibchenalter	*n*
H × H. . . (Kontr.)	1668 ± 92,9	18	28,9 ± 1,6	18
T × T . . . (Kontr.)	785 ± 94,4	19	27,9 ± 1,5	19
H × T . .	1555 ± 56,4	18	26,1 ± 1,4	18
T × H . . .	723 ± 55,1	17	25,6 ± 1,7	18

Der festgestellte Fecunditätsunterschied der reinen Stämme bleibt bei den reziproken Befruchtungsversuchen erhalten. Weder bei der Kombination H × T, noch bei T × H ist eine gesicherte Verschlechterung resp. Verbesserung der Eiproduktion eingetreten. Die stammfremden männlichen Geschlechtsprodukte vermögen also keine Fecunditäts-

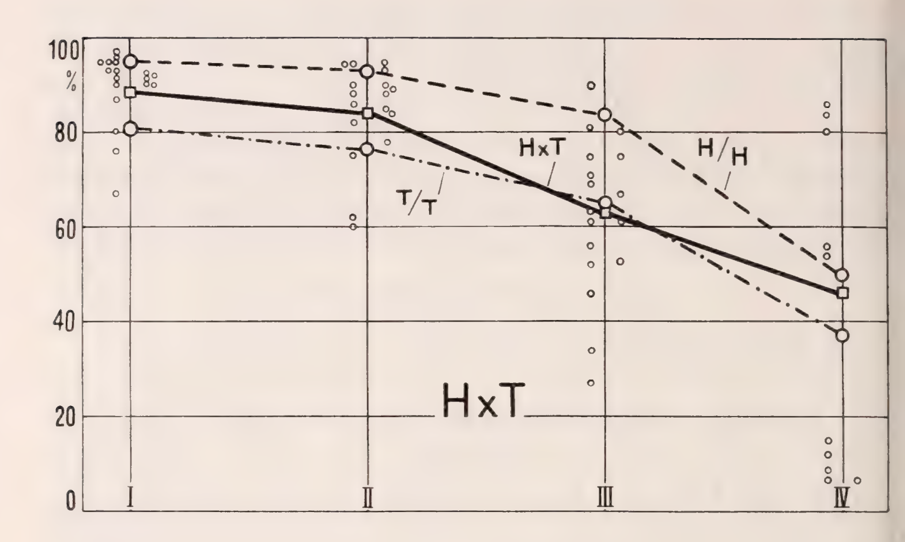
veränderung auszulösen, das Weibchen reagiert autonom nach seinem genotypischen Fecunditätscharakter.

In der durchschnittlichen Lebensdauer sind nur schwache Veränderungen festzustellen. Ist das mittlere Weibchenalter beim reinen H- und T-Stamm ungefähr gleich, so sind bei den reziproken Kreuzungen beide Werte parallel etwas reduziert; eine genügende statistische Sicherung liegt jedoch nicht vor. Die Lebensdauer des Weibchens hängt demnach nicht von genotypischen Qualitäten des aufgenommenen Ejakulates ab.

c) *Schlüpfratenänderung durch die Kombination H × T* (Abb. 9).

Für diesen Versuch liegen 18 vollständige Beobachtungsserien vor. Der Ratenverlauf ist in der ersten Lebenshälfte einheitlich und schwankt im Durchschnitt zwischen 80 und 90%. Von der dritten Woche an treten zwei Ratentypen in Erscheinung. Die Rate der einen Gruppe von 8 Paaren verweilt bis zum Lebensende (nach einer Senkung von etwa 12% vom 14.—17. Tag) im Mittel auf einer Höhe von 73%. Bei der zweiten Gruppe (10 Paare) sinkt die Rate vom 14. Tag an rapid ab und endet am Schluss der vierten Woche auf 0%. Der Streuungsbereich der vierten Woche ist dadurch bei den H × T-Zuchten sehr gross.

Gegenüber dem reinen H-Stamm bleibt bei der Kombination H × T einzig die Variabilität im Ratenverlauf bestehen, so dass wiederum eine Gruppierung in Ratentypen vorgenommen werden könnte. Die stammtypische Höhe der Schlüpfrate der H-Zuchten mit 95% Anfangsrate wird aber nicht mehr eingehalten; ebenso sind auch die Werte für die zweite und dritte Woche reduziert. Zusammenfassend lässt sich also sagen: Wird ein H-Weibchen mit einem T-Männchen besamt, so kann es den für seinen Genotypus charakteristischen hohen Schlüpfratenverlauf nicht mehr erreichen.



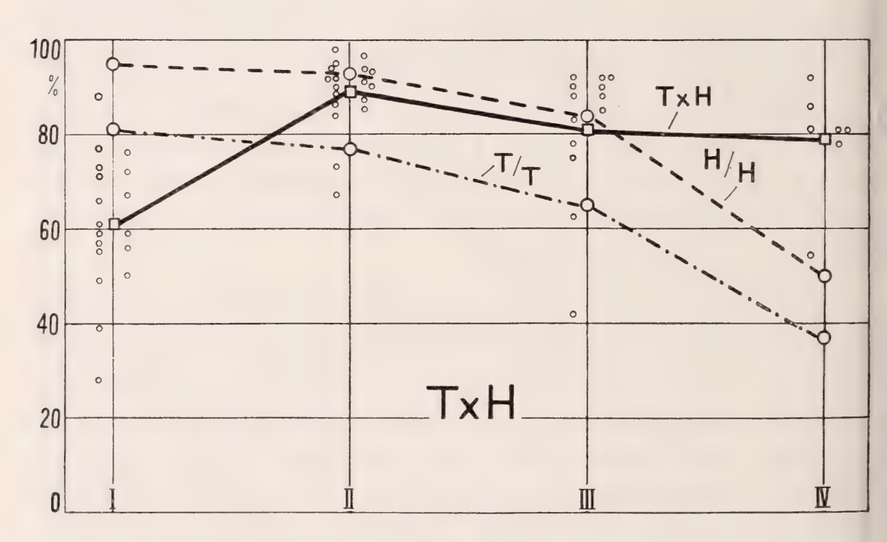


Abb. 9.

Vergleich des Schlüpfratenverlaufs der Kombination H × T (oben) und T × H (unten) mit den Kontrollstämmen H/H und T/T. Ordinate: Schlüpfrate in %, Abszisse: Mutteralter in Wochen I.—IV. Einzelwertstreuung nur für die Kombinationen H × T und T × H angegeben. Ausgezogene Kurve = Wochenmittelwerte der Kreuzungen für je 18 Paare. Gestrichelte Kurven = Wochenmittelwerte der reinen Stämme für je 18 Paare, die parallel geführt wurden.

d) *Schlüpfratenänderung durch die Kombination T × H* (Abb. 9).

Bei Besamung eines T-Weibchens durch ein Männchen des „besseren“ Stammes ist zu erwarten, dass in diesem Falle die Schlüpfrate in ihrem ganzen Verlauf gehoben werden kann. Diesbezüglich durchgeführte Versuche liessen jedoch einen vollständig neuen Ratentypus in Erscheinung treten. Eine erste Veränderung zeigt sich schon beim Start der Fertilitätsperiode. Gegenüber dem reinen T-Stamm ist bei der Kombination T × H eine Reduktion um etwa 30% eingetreten. Nach dieser unerwartet tiefen Anfangsrate stellt sich aber ein überraschender Ratenanstieg ein. Innerhalb einer Woche wirkt sich dieser „Aufbesserungseffekt“ so stark aus, dass der T-Stamm im Ratenverlauf sogar überholt wird. Die zweite Wochenrate liegt an der untern Grenze des H-Stammes. Von 26 Einzelzuchten wiesen 21 diesen deutlichen Aufbesserungseffekt auf, der Rest hatte schon vom Start an eine recht hohe Rate. Das eindeutige Verhalten während der zweiten Lebenswoche mit einem Mittelwert von 87,6% wird in Abbildung 9 deutlich. Die Streuung der Einzelraten ist stark um den Mittelwert konzentriert. Während der zweiten Lebenshälfte der T × H-Zuchten stellt sich kein deutlicher Ratenabfall ein, in vorgeschrittenem Alter wird dadurch sogar die Durchschnittsrate des H-Stammes überholt.

Als Resultate der Befruchtungsversuche der Kombination T × H gilt: Nach Besamung eines T-Weibchens durch ein H-Männchen tritt ein vollständig neuer Fertilitätstypus in der Schlüpfrate auf. Einem Start, der wesentlich tiefer liegt als beim T-Stamm selbst, folgt ein Ratenanstieg bis zur Höhe des H-Stammes (Aufbesserungseffekt) und ein Verweilen in diesem Bereich.

e) *Diskussion der Ergebnisse.*

Die Versuche über reziproke Befruchtung haben uns teilweise dem Fragenkomplex der Bedingtheit der Gesamtfertilität näher gebracht. Auf Grund der neuen Resultate ist anzunehmen, dass stammspezifische weibliche Vorgänge die Eiproduktion

regeln. Dies ergibt sich aus der Tatsache, dass bei den Kreuzungen keine Fecunditätsveränderung eingetreten ist. Bei der Befruchtung durch die Männchen wird die Eiproduktion wohl stimuliert (S. 192), aber nicht nach dem Genotypus des Männchens geregelt. Ob nun der Antrieb auf das Ovar stammspezifisch oder nicht-stammspezifisch ist, die Reaktion des Ovars wird stets eine dem Genotypus des Weibchens entsprechende, also eine mutterstammspezifische Leistung sein.

Die Erscheinungen der Schlüpfratenveränderung weisen ihrerseits auf einen komplizierten Mechanismus im Befruchtungsgeschehen hin. Das Ergebnis der Kombination H × T zeigt zunächst, dass der T-Stamm nicht deshalb eine schlechte Schlüpfrate besitzt, weil eine zu geringe Menge von Spermien vom T-Männchen geliefert wird, sonst könnten beim H-Weibchen mit seiner hohen Eiproduktion nicht so viel Eier befruchtet werden wie es die besten Versuchspaare mit ihrem Ratenverlauf andeuten. Ferner sind die Spermien offenbar nicht so schlecht, wie es zunächst aus der T × T-Rate zu erscheinen vermag. Wahrscheinlich stören vom T-Weibchen ausgehende Einflüsse, z. B. verminderte Eiqualität oder ungenügende Produktion befruchtungsfördernder Stoffe, den höchstmöglichen Befruchtungserfolg. Durch die Kombination H × T wird jedoch die für H typische Schlüpfratenhöhe der ersten drei Wochen nicht mehr erreicht. Dies kann auf eine verminderte Spermaqualität des T- gegenüber dem H-Genotypus zurückgeführt werden; oder die Ejakulatzusätze aus den Angangsdrüsen des T-Männchens vermögen die Befruchtungsvorgänge innerhalb des T-Weibchens nicht optimal auszulösen. Nur im günstigsten Falle, bei der Kombination H × H würden männliche und weibliche Geschlechtsprodukte harmonisch aufeinander abgestimmt sein.

Wir nehmen also an, dass nach der Befruchtung eines *Drosophila*-Weibchens eine Ei-Sperma-Relation mit einem stofflichen (vielleicht humoralen) Kräftespiel einsetzt. Es ist bis jetzt nicht bekannt, ob bei Insekten eine Art Gamone (Befruchtungsstoffe) im HARTMANN'schen Sinne nachzuweisen sind. Zu solchen hypothetischen Erwägungen weisen aber

besonders die Ergebnisse der Befruchtung eines T-Weibchens mit einem H-Männchen.

Der Kurvenverlauf der Larvenschlüpfrate der Kombination T × H hat den überraschenden „Aufbesserungseffekt“ während der ersten Legewoche und das Überholen der H × H-Rate bei zunehmendem Weibchenalter aufgewiesen. Damit ein solch veränderter Fertilitätstypus auftritt, müssen im Befruchtungsgeschehen weitgehende Umstellungen eingetreten sein. Offenbar harmoniert das aufgenommene H-Ejakulat zuerst schlecht mit den physiologischen Ansprüchen für die Reproduktion im T-Weibchen. Erst nach einiger Zeit dürfte sich eine Zusammenarbeit der für den Befruchtungserfolg verantwortlichen Stoffe einstellen, die zu dem äusseren Erfolg einer hohen Schlüpfrate von der zweiten Woche an führt.

Aus den grundlegenden Arbeiten von Nonidez (1920) über den Geschlechtsapparat und die Befruchtungsvorgänge bei *Drosophila* kann man entnehmen, dass bei Männchen und Weibchen aus den Geschlechts-Anhangdrüsen Flüssigkeiten abgegeben werden. Welche Funktion (ausser Spermabewegungs-Aktivierung) diese Stoffe haben, ist aus der Literatur nicht bekannt. Nonidez kann nachweisen, dass das unpaare, ventrale Receptaculum die Spermien zuerst aufnimmt, erst in zweiter Linie füllen sich die beiden seitlichen Spermatheken. Die für die Eibefruchtung zuerst verbrauchten Spermien stammen aus dem ventralen Receptaculum, erst später wird die Reserve der Spermatheken verwertet. Es besteht nun die Möglichkeit, dass die durch Nonidez festgestellten Sekrete der Spermabehälter auf die Qualität der Spermien einwirken, oder dass die „milieufremden“ Spermien und Ejakulatzusätze (bei der Kreuzung) eine Reaktion im Geschlechtsapparat auslösen, die zuerst eine Hemmung und erst nach einer gewissen Zeit eine Umstellung der weibchengemässen normalen und stammtypischen Befruchtungsvorgänge herbeiführen. Auf alle Fälle ist an ein Wechselspiel von stofflichen Faktoren, die vom männlichen oder weiblichen Teil, oder von beiden zugleich ausgehen, zu denken. Eine Gamon-Wechselwirkung, wie sie bei Tiertypen mit äusserer Befruchtung erforscht werden kann, ist zwar bei Insekten nur im erweiterten Sinne anzunehmen, wobei man die Befruchtungsvorgänge in ein komplettes System von Organen mit schwer kontrol-

lierbaren Einzelwirkungen eingliedern müsste. Die vorliegenden Ergebnisse der Befruchtungsversuche könnten aber auf das Vorhandensein von geschlechtsspezifischen Hormoneinflüssen hindeuten.

Ich stellte mir nun die Frage, ob solche Stoffe im Körper der Fliegen zirkulieren, auf den gesamten Stoffwechsel einwirken und indirekt die Geschlechtsfunktionen beeinflussen. Durch Injektionen von Extrakt stammfremder Tiere sollte sich eine Beantwortung finden lassen.

f) Injektionsversuche.

In Vorversuchen wurden zuerst schlecht-„ratigen" Tis- und H-Weibchen Extrakte von jungen H-Tieren injiziert, zur Prüfung einer möglichen Ratenverbesserung. Von gesamt 12 Versuchen zeigte sich nur in einem Falle eine vorübergehende Ratenverbesserung, die nach ein paar Tagen sofort wieder zurückging. Eine Wirkung auf die Lebensdauer konnte ich nicht feststellen. Dies steht in Übereinstimmung mit Untersuchungen von Pearl und Parker (1922) die bei Verfütterung von Embryonalflüssigkeit von Hühnchen und von Auszügen aus *Drosophila*-Larven keine Lebensverlängerung beobachten konnten. Trotz diesem negativen Ergebnis führte ich einige Versuchsserien durch, bei denen H-Extrakt junger Tiere in frischgeschlüpfte Weibchen des Tis-Stammes eingespritzt wurde.

Gewinnung des Extraktes: Eine grosse Anzahl junger H-Männchen und -Weibchen werden in einem Mörser mit wenig Ringerlösung zerrieben, der entstandene Brei zentrifugiert und die Flüssigkeit mit dem

Tabelle 9. — *Resultate der Injektionsversuche.*

18 Tis-Weibchen injiziert mit gekochtem H-Extrakt.
Kontrolle = Tis-Zuchten der fünften bis neunten Generation.

Merkmal	Tis-Injektion (n = 18)	Tis-Stamm (Kontr.) (n = 16)
Lebensdauer	21,4 ± 2,1	22.2 ± 0,9
Totaleizahl	536 ± 70,0	524 ± 60,2
Eizahl pro Lebenstag	25,0 ± 1,8	23,8 ± 1,1
	%	%
Schlüpfrate		
1. Woche	58,6 ± 3,8	63,0 ± 3,4
2. Woche	62,4 ± 4,8	62,9 ± 3,2
3. Woche	48,8 ± 8,1	51,4 ± 5,5
4. Woche	41,0 ± 9,3	45,1 ± 6,8

Transplantationsapparat den frischgeschlüpften Tis-Weibchen injiziert. Um die Zerstörung von Wirkstoffen durch Oxydationsfermente zu vermeiden, wird der Brei kurz aufgekocht.

Resultat: Als Folge der Injektion sind zunächst mehrere Weibchen innerhalb der ersten Woche gestorben. Von insgesamt 18 durchgehenden Beobachtungsreihen sind die Ergebnisse in Tabelle 9 eingetragen. Als Kontrolle zu den Injizierten gelten die Mittelwerte für die reinen Tis-Zuchten der fünften bis neunten Generation.

Weder für die Fecundität noch für die Larvenschlüpfrate ist eine Wirkung des Extraktes nachweisbar. Eine kleine Abweichung ist nur im Verhältnis von der ersten zur zweiten Woche eingetreten, indem ein geringer Ratenanstieg zu beobachten ist. Dies könnte auf einer Nachwirkung des experimentellen Eingriffes beruhen, die eine Hemmung der Befruchtung verursacht. Eine Erscheinung des Aufbesserungseffektes und Überholen der stammtypischen Rate kommt aber nicht vor. Auch einige Versuche mit ungekochtem Extrakt waren wirkungslos.

Aus diesen Versuchsreihen können keine weitergehenden Schlüsse gezogen werden, da die Möglichkeit besteht, bei verfeinerten Versuchsanordnungen einen positiven Effekt zu erreichen. Immerhin weisen die mitgeteilten Resultate darauf hin, dass unsere hypotetisch aufgestellten Wirkstoffe eher in den intakten Geschlechtssystemen selbst zu suchen wären.

V. TRANSPLANTATIONSVERSUCHE

Sind im letzten Kapitel die genotypischen Einflüsse des Ejakulates behandelt worden, so soll nun durch Verpflanzung von Ovarien in ein neues Wirtsmilieu der stoffliche Einfluss des Muttertieres auf die Fertilitätskomponenten untersucht werden.

Aus einer Arbeit von Umeya (1930) über Ovarien-Transplantation bei Seidenraupen geht hervor, dass mütterliche Milieueinflüsse auf Vitalität und Fertilität der aus dem Implantat hervorgegangenen Tiere nachzuweisen sind.

Für unsere Zwecke eignet sich als Wirt die Mutante *fes lt/fes lt*-Weibchen [1] vorzüglich, weil bei ihr die Ovarien stark degeneriert sind und keine Eier liefern. Wird ein fertiles Ovar in eine weibliche *fes/fes*-Larve implantiert und werden von der Imago Eier gelegt, so stammen sie sicher vom Implantat. Der eigene „*fes/fes*-Fertilitätstyp“ ist selbstverständlich nicht bekannt, aber er ist durch die angegebene Methode zum Teil indirekt zu ermitteln. Als Spender werden die Stämme H, T, *lgl/Cy* verwendet. Der H-Stamm ist vorher noch mit dem Wildstamm Zürich ausgekreuzt worden. Der Gegensatz zum T-Stamm wurde dadurch

[1] *fes* = female sterile, degenerierte Ovarien; *lt* = light, helle Augen; Stamm von nun an nur als *fes/fes* bezeichnet.

stärker, sowohl für die Fecundität wie für die Rate. Die Besamung findet durch ein Männchen statt, das dem gleichen Stamm angehört wie der Transplantat-Spender. Die Fertilitätsprüfung geht in der bekannten Art vor sich.

a) *Äussere Leistungen der Transplantate.*

Alle drei Sorten der verwendeten Spenderovarien (*lgl/Cy*, H, T) entwickeln sich im *fes/fes*-Wirt herkunftsgemäss. Sie erreichen die normale Grösse und können sich an den Ausführwegen des Wirtes ansetzen. Die Eiablage geht in normaler Weise vor sich. Bei einer Konkurrenz von drei Ovarien wird meist eines davon verdrängt, nur selten setzen sich alle drei Ovarien an. Es besteht die Wahrscheinlichkeit, dass zwei Drittel der operierten *fes/fes*-Weibchen Eier legen können. Bei der Zusammenstellung meiner Versuche zeigte sich, dass 65 von 151 geprüften *fes/fes*-Weibchen (Tiere mit Spenderovar) Eier abgeben konnten, was einem Verhältnis von 43% entspricht. Nach diesem Befund waren also die wirteigenen Ovarien für die Anheftung bevorzugt.

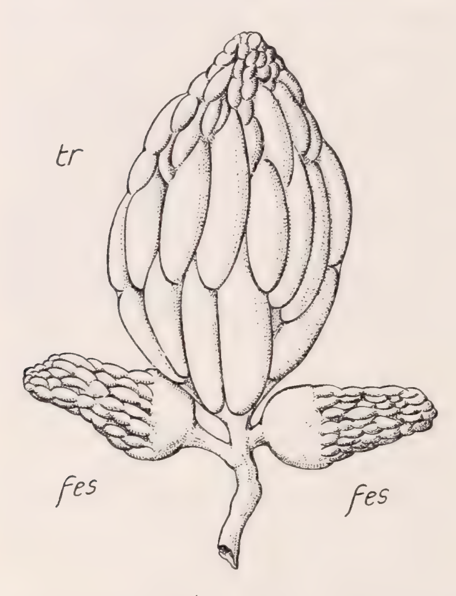


Abb. 10.

Vergleich der Grösse eines transplantierten fertilen Ovars (*tr*) mit *fes/fes*- Ovarien. Skizze eines Falles, bei dem alle drei Ovarien am Ausführungsgang festgewachsen sind. Vergr. ca. 40fach.

Kann sich das Transplantat nicht an die Ausführwege ansetzen, so liegt es frei im Abdomen. Stets ist es stark mit Tracheen versorgt. Die fertilen Ovarien nehmen meist normale Lage ein, d. h. die Spitze ist kopfwärts gerichtet. Von 69 sicher beobachteten Fällen zeigten 60, was 87% der Fälle entspricht, diese Lage. Nur bei 5 Weibchen (7%) war das Spenderovar verkehrt orientiert. Dies steht in Übereinstimmung mit den Befunden von Gloor (1943), nach denen transplantierte letale *lgl/lgl*-Ovarien in normalen

Wirten sich ebenfalls normal orientierten. In 4 Wirten (6%) waren alle drei Ovarien an den Ovidukten angewachsen. In Abbildung 10 ist ein solcher Zustand festgehalten. Zugleich lassen sich dort die Grössenverhältnisse der fertilen und sterilen Ovarien erkennen.

b) *Quantitative Leistung, Fecundität* (Tab. 10, Abb. 11).

Es stellt sich nun die Frage, ob die festgestellten Eizahlunterschiede trotz dem Wirtseinfluss bestehen bleiben, oder ob eine Angleichungstendenz der verschiedenen Fecunditätstypen an eine intermediäre Stellung beobachtet werden kann.

In Tabelle 10 sind die Fecunditätsmittelwerte zusammengestellt. Schon für die Totaleizahl zeigt sich ein seltsames Ergebnis: Die beiden Stämme mit hoher Eiproduktion (H und *lgl/Cy*) erreichen bei Transplantation ihrer Ovarien in ein verändertes Milieu nicht mehr ihre stammtypische Eizahl, sondern nur etwa die Hälfte davon. Dies wird besonders klar, wenn man bei den Kontrollen die halbe Eizahl vergleicht, da hier auch nur ein Ovar zu berück-

TABELLE 10. — *Eiproduktion und Alter beim fes/fes-Weibchen mit implantiertem Ovar und bei Spender-Kontrollzuchten.*

Bei den Stamm-Kontrollen ist die halbe Eizahl angegeben, die die Eiproduktion pro Ovar verdeutlichen soll.

Material	Stamm	*fes/fes*-Weibchen mit Implantat	*n*	Stamm-Kontrolle	*n*	Stamm, Eiproduktion pro Ovar = ½ Eizahl	Leistung des Implantats in % der stammspezifischen Eizahl
Alter in Tagen . .	*lgl/Cy*	23,7 ± 1,4	15	30,6 ± 1,6	14		
	H	22,1 ± 2,3	14	30,1 ± 1,4	16		
	T	24,9 ± 1,8	13	22,5 ± 1,2	15		
Total-Eizahl .	*lgl/Cy*	526 ± 41,1	15	1850 ± 95,0	14	925	57
	H	410 ± 57,0	14	1740 ± 120,1		870	47
	T	440 ± 61,1	13	645 ± 50,7	15	323	138
Durchschn. Tageseizahl	*lgl/Cy*	22,1 ± 2,1	15	60,5 ± 3,1	14	30,3	73
	H	19,0 ± 2,6	14	57,4 ± 2,1	16	28,7	66
	T	17,8 ± 2,1	13	29,0 ± 1,6	15	24,5	123

sichtigen ist. Bei den T-Transplantaten ist die Totaleizahl so stark gesteigert, dass sie nun dem Fecunditätswert der H-Transplantate entspricht. Da die Lebensdauer nicht bei allen Gruppen gleich gross ist, gibt die durchschnittliche Tagesproduktion an Eiern ein noch deutlicheres Bild. Es zeigt sich dabei, dass bei Transplantation genotypisch verschiedener Ova-

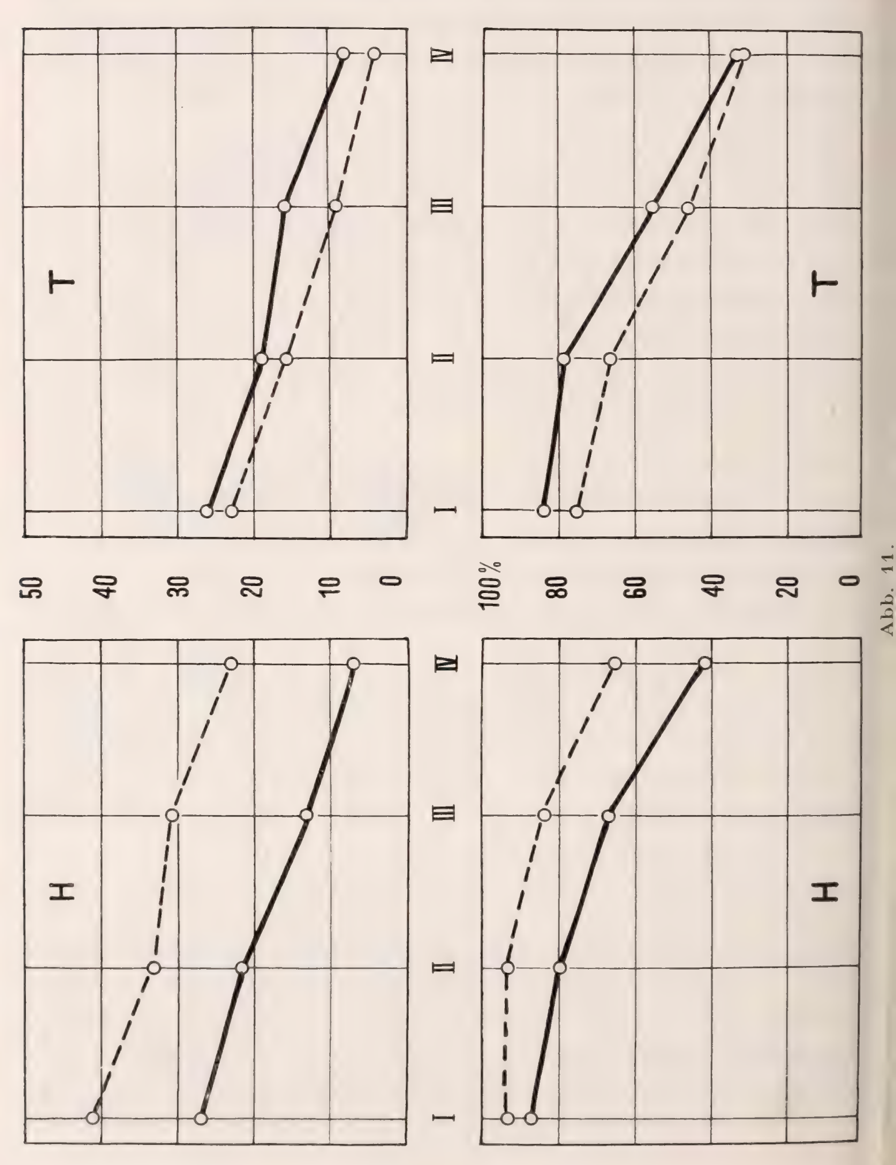


Abb. 11.

rien in das gleiche Milieu keine Unterschiede mehr in der Grösse der Fecundität bestehen. Innerhalb der mittleren Fehler sind die quantitativen Leistungen aller drei Ovartypen gleich.

Auch Abbildung 11 (obere Hälfte) weist deutlich auf die Fecunditätsveränderung der implantierten Ovarien gegenüber den Kontrollen hin. Bei genauem Vergleich der H- und T-Kurven erkennt man, dass die Wochenwerte (I—IV) der Transplantierten (ausgezogene Kurven) bei H und T ungefähr die gleiche Höhe aufweisen.

Die Besamung der Eier fand immer mit stammgleichen Spermien statt. Wie wir früher (S. 192) gesehen haben, hat der Genotypus des Männchens keinen spezifischen Einfluss auf die Fecundität. Das Weibchen reagiert stets mit seinem stammtypischen Fecunditätscharakter. Im vorliegenden Falle nun, wo eine Angleichungstendenz der Fecundität aller drei Stämme vorliegt, dürfte der Grund dazu nur beim Wirtstier selbst zu suchen sein. Es könnte sich die Zahl der Eischläuche, oder die Produktionsrate des Ovars verändert haben. Nach Gause (1931) findet man erst in der 2 Tage alten Puppe deutlich gesonderte Eiröhren. Der Ovarbau ist jedoch wie andere morphologische Merkmale genetisch bedingt und wohl bereits in der verpüppungsreifen Larve, aus der das Ovar entnommen wurde, festgelegt. Stichproben über die Ovariolenzahl bei transplantierten Ovarien haben das auch bestätigt. Somit weisen die Transplantationsversuche einen neuen Weg zur Erklärung der stammspezifischen Fecundität. Das *fes*/*fes*-Wirtstier beeinflusst die Produktionsrate des Ovars, unabhängig von den genotypischen Eigenschaften des Organs selbst. Daher spielt die Ovariolenanzahl

---

Abb. 11.

Leistung von H- und T-Ovarien bei Transplantation in das *fes fes*-Milieu (ausgezogene Kurven). Zum Vergleich die parallel geführten Kontrollzuchten des H- und T-Stammes mit unterbrochenen Kurvenlinien eingetragen.

Obere Hälfte der Abbildung: Fecunditätsmittelwerte der ersten vier Legewochen I.—IV., links für H-, rechts für T-Typen. Die Fecunditätswerte der Kontrollzuchten (gestrichelte Kurven) sind auf die Hälfte reduziert, zur Übereinstimmung mit den eierlegenden *fes fes*-Weibchen, die nur ein fertiles Ovar besitzen.

Untere Hälfte der Abbildung: Schlüpfraten-Wochenmittelwerte. Links für H-, rechts für T-Typen. Ordinate = Schlüpfrate in %, Abszisse = Mutteralter I.—IV. Woche.

keine Rolle mehr, ein H- oder T-Ovar produziert nun gleich viel Eier im *fes*/*fes*-Milieu. Der Genotypus der Mutter mit seinen extraovarialen Einflüssen besimmt also die Grösse der Eiproduktion.

c) *Qualitative Leistung, Schlüpfrate* (Tab. 11, Abb. 11).

Ähnlich wie bei der Fecundität tritt, durch Wirkung des Wirtsmilieu auf das transplantierte Ovar, auch bei der Larvenschlüpfrate eine Angleichungstendenz ein. Der hochratige H-Stamm erleidet in den Ratenwerten eine Verschlechterung während des ganzen Lebens. Die beiden andern Stämme (*lgl*/*Cy* und T) erfahren eine Ratenverbesserung.

Beim *lgl*/*Cy*-Versuch ist die Rate während des gesamten Lebens gehoben. Für den T-Stamm gilt dies während der ersten Lebenshälfte, wobei mit zunehmendem Alter die Werte infolge eines grossen Fehlerbereichs nicht mehr statistisch auszuwerten sind. Der Schlüpfratenverlauf der H- und T-Versuchsserien ist in Abbildung 11 aufgezeichnet. Jede Kurve enthält die Wochenmittelwerte von durchschnittlich 14—17 Einzelzuchten der *fes*/*fes*-

TABELLE 11. — *Vergleich der Schlüpfratenwerte von fes/fes-Weibchen mit implantiertem Ovar und Spender-Kontrollzuchten.*

Stamm	Woche	Transplantat in *fes*/*fes*	*n*	Kontrolle	*n*	Ratenveränderung durch Transplantation bezogen auf Kontrolle	
		%		%			
lgl/*Cy*	I.	72,4 ± 1,1	15	68,0 ± 1,2	14	7%	
	II.	61,4 ± 2,3		49,4 ± 3,6		25%	höher als
	III.	39,0 ± 6,2		26,6 ± 4,7		44%	Kontrolle
	IV.	23,9 ± 8,7		8,25 ± 3,2		280%	
H	I.	88,8 ± 2,1	15	94,0 ± 0,8	17	5%	
	II.	80,8 ± 3,9		95,0 ± 1,3		15%	tiefer als
	III.	68,0 ± 8,5		83,2 ± 2,5		18%	Kontrolle
	IV.	41,6 ± 15,5		64,8 ± 7,4		35%	
T	I.	83,3 ± 3,0	14	75,0 ± 2,1	15	11%	
	II.	79,4 ± 3,5		64,4 ± 4,7		23%	höher als
	III.	55,2 ± 7,3		44,0 ± 7,6		25%	Kontrolle
	IV.	31,9 ± 10,1		31,4 ± 11,6		0%	

Weibchen mit Transplantat und den parallel geführten Kontrollen. In Tabelle 11 sind die mittleren Fehler der Mittelwerte festgehalten.

Trotzdem die Eitypen und die männlichen Geschlechtsprodukte dem gleichen Genotypus angehören, ist der stammspezifische Verlauf der Larvenschlüpfrate verändert worden im Sinne einer Parallelverschiebung. Wie bei der Eiproduktion, so auch bei der Larvenschlüpfrate — allerdings in geringerem Ausmass — prägt das veränderte Wirtsmilieu eine stammfremde Eigenschaft. Die grossen Unterschiede zwischen den reinen Stämmen sind reduziert worden. Der Genotypus der Mutter mit seinen extraovariolen Wirkungen beeinflusst also auch teilweise das Befruchtungsgeschehen und damit die Höhe der Schlüpfrate.

d) *Diskussion der Ergebnisse.*

Mit Hilfe der Transplantationsversuche sind weitere Einzelheiten über das Wesen der Fertilitätstypen bekannt geworden. Das wichtigste Resultat dieser Versuchsserien ist der Nachweis von fertilitätsbeeinflussenden extraovarialen Wirkungen des Muttertieres.

Es ist vor allem das Verdienst von Marguerite Vogt (1940/41), die Ringdrüse als gonadotropes Steuerorgan erkannt zu haben. Das gonadotrope Ringdrüsenhormon hat artspezifische Wirkungen auf die Eibildung. Die hier vorliegenden Resultate von den Ovarien-Transplantationen könnten auf stammspezifische Wirkungen der Ringdrüsenhormone schliessen lassen. Doch dazu fehlt noch der Beweis, der durch neue Versuche von Gonadentransplantationen mit gleichzeitiger Ringdrüsenimplantation erbracht werden müsste.

Sicher ist aber, dass das transplantierte Ovar seine herkunftsgemässe Leistung im neuen Wirt nicht beibehalten kann. Die Qualität der stofflichen extraovarialen Einflüsse des Wirtsmilieu bestimmt die grundlegenden Geschlechtsfunktionen. Das Muttertier hat also den weitaus grössten Anteil am Entstehen des stammtypischen Fertilitätscharakters und kontrolliert vor allem die Ei-

produktion und teilweise auch die Schlüpfrate. Daraus erklärt sich auch zum Teil der Abfall der Fertilitätskomponenten mit zunehmendem Mutteralter, der — wie Hadorn und Zeller (1943) ausgeführt haben — auf „Zustandsänderungen des Weibchens" zurückgeführt wird. So könnte beim alternden Weibchen wahrscheinlich der Ausfall oder eine Minderproduktion der fertilitätsfördernden Stoffe zum charakteristischen Altersabfall führen.

Die Transplantationsversuche haben ferner geholfen, den Fertilitätstypus des *fes/fes*-Stammes, soweit er extraovarial bedingt ist, indirekt zu bestimmen. Dieser würde demnach eine Stellung zwischen dem H- und dem T-Stamm einnehmen, sowohl in quantitativer wie in qualitativer Beziehung.

VI. ALLGEMEINE BESPRECHUNG UND ZUSAMMENFASSUNG

Die Frage nach der Bedingtheit des Fertilitätscharakters ist in dieser Arbeit von verschiedenen Gesichtspunkten aus erörtert worden. Zuerst wurden die Grundlagen für die Stammspezifität der Grundstämme und der isogenen Stämme erarbeitet. Die morphologischen Untersuchungen haben zu keiner genügenden Erklärung der Fertilitätsunterschiede der Hauptstämme geführt. Dagegen brachten die Kreuzungs- und Transplantationsversuche neue Erkenntnisse über die physiologischen Vorgänge im weiblichen Geschlechtsapparat bei *Drosophila*. Die verschiedenen Einflüsse auf das gesamte Fertilitätsgeschehen lassen sich in drei Gruppen aufteilen:

Ovariale Einflüsse. — Allgemein können dem Ovar selbst keine unabhängige Leistungen zugeschrieben werden. Nach den Resultaten der Transplantationsversuche bestimmt das Ovar selbst die Eiproduktion nicht, dagegen ist es verantwortlich für die Qualität der Eier und beeinflusst dadurch bis zu einem gewissen Grade den Schlüpfratencharakter. Die mitgeteilten Versuchsergebnisse zeigen jedoch, dass verschiedene Faktoren auf das Ovar einwirken.

Extraovariale Einflüsse. — Ich fasse hier die Funktionen der Geschlechts-Anhangsdrüsen und des gesamten weiblichen Stoff-

wechsels als Ganzes zusammen. Der Befruchtungsablauf spielt sich im extraovarialen Geschlechts-System ab. Die Ei-Sperma-Relation wird wahrscheinlich durch Sekrete der Anhangsdrüsen (eventuell Gamonwirkung) geregelt, wie dies aus den Resultaten der reziproken Befruchtungsversuche hervorgeht. Durch Implantation eines Ovars in ein fremdes Milieu wird seine Leistung verändert. Vor allem wird die Produktion der Eier durch das Wirtstier beeinflusst. Es lässt sich vorläufig noch nicht entscheiden, ob dabei der allgemeine Stoffwechsel des Weibchens, oder ein gonadotropes Hormon der Ringdrüse, oder Qualitäten der Anhangsdrüsen wirksam sind. Auch Schlüpfrate unterliegt zu einem grossen Teil den hier angeführten Einflüssen.

Männliche Einflüsse. — Die reziproken Befruchtungsversuche haben erwiesen, dass die genotypischen Eigenschaften von Sperma und Ejakulatzusätzen den Charakter des Schlüpfratenverlaufes zu ändern vermögen.

Zusammenstellung. — Betrachtet man die Bedingungen für die einzelnen Fertilitätskomponenten getrennt, so lassen sich die bis jetzt erkannten Tatsachen in folgendes Schema einfügen, wobei männliche und weibliche Einflüsse auseinandergehalten werden:

	Männcheneinfluss	Weibcheneinfluss	
		Ovarial	Extraovarial
Eizahl . . .	Allgemeine Stimulation nicht stammspezifisch	Ovariolenzahl als morphologische Grundlage	Stammspezifischer mütterlicher Stoffwechsel
Schlüpfrate .	Stammspezifische Qualität des Ejakulates	Genotypische Eiqualität	Stammspezifischer mütterlicher Stoffwechsel
Lebensdauer	Nicht deutlich festzustellen	Stammspezifisch	
Fertilitäts-Abfall . .	Stammgleiches junges Männchen ohne Wirkung	Zustandsänderungen des alternden Organismus	

Für den Erfolg der Gesamtfertilität überlagern sich die hier einzeln angeführten Faktorengruppen. Wie sich die Sachlage bis jetzt überblicken lässt, scheinen die verschiedenen Reaktionen im Fortpflanzungsgeschehen z. T. in komplementärer, z. T. in antagonistischer Weise aufeinander abgestimmt zu sein. Sowohl dem Männchen wie Weibchen lassen sich spezifische Leistungen zuschreiben.

Abschliessend fasse ich die wichtigsten Resultate der Arbeit zusammen:

An zwei Laboratoriums-Wildstämmen von *Drosophila melanogaster* wurden bei Einzelpaarzuchten die beiden Fertilitätskomponenten Eiproduktion (Fecundität) und Larvenschlüpfrate bei verschiedenen Versuchsanordnungen untersucht.

1. Der H-Stamm weist grosse Fecundität und hohe Ratenwerte auf. Der T-Stamm ist charakterisiert durch geringe Fecundität und schlechtere Larvenschlüpfrate.

2. Diese Unterschiede sind genotypisch festgelegt und haben sich während 14 Inzuchtgenerationen erhalten.

3. Mit zunehmendem Mutteralter tritt ein Abfall beider Fertilitätskomponenten bei beiden Stämmen ein, unbeeinflussbar durch Zusatz junger Männchen.

4. Die recht grosse Variabilitätsbreite lässt sich bei beiden Stämmen trotz strenger Selektion auf die extremen Merkmale und trotz Aufbau isogenetischer Stämme nicht vermindern.

5. Die Eizahlunterschiede lassen sich nur teilweise erklären durch Unterschiede im Ovarbau. Die grössere Anzahl von Ovariolen beim H-Ovar reicht nicht aus für die grosse Mehrleistung in der Produktionsrate gegenüber dem T-Ovar. Charakteristisch für die beiden Stämme ist die geradzahlige Ovariolenanzahl.

6. Bei Befruchtung eines Weibchens durch ein stammfremdes Männchen bestimmt der weibliche Genotypus allein sowohl die Fecundität als auch das Mutteralter.

7. Ein H-Weibchen erreicht mit einem T-Männchen nie den für den H-Stamm optimalen Schlüpfratenverlauf. Die Rate der Kreuzung H $\times$ T liegt zwischen den Werten des H- und T-Stammes.

8. Die Kreuzung T×H weist einen vollständig neuen Fertilitätstypus in der Schlüpfrate auf. Einem Start, der wesentlich tiefer liegt als beim T-Stamm, folgt ein überraschender Ratenanstieg bis zur Höhe des H-Stammes (Aufbesserungseffekt) und ein Verweilen in diesem Bereich ohne charakteristischen Altersabfall.

9. Diese Ergebnisse lassen sich deuten als Wirkung von geschlechtsspezifischen Stoffen, die von beiden Geschlechtern ausgehen können (Gamone ?) und im weiblichen Geschlechtsapparat sich gegenseitig beeinflussen.

10. Durch Transplantation von Ovarien der untersuchten Stämme in *fes/fes*-Weibchen verändert sich vor allem die Eiproduktion, indem eine Angleichungstendenz an einen ausgeglichenen Fecunditätscharakter ohne Unterschied zwischen H und T besteht. Auch die grossen Unterschiede für die Schlüpfratenwerte sind reduziert.

11. Das veränderte mütterliche Milieu kann auf die spezifischen Geschlechtsvorgänge einwirken. Es sind also extraovariale Einflüsse, die in grösstem Ausmass die Gesamtfertilität bestimmen.

LITERATURVERZEICHNIS

1932. Alpatov, W. W. *Egg production in Drosophila melanogaster and some factors which influence it.* J. of exper. Zool. 63.

1935. Beadle, G. W. *Collecting of eggs.* D. I. S. 4.

1924. Dobzhansky, Th. *Über den Bau des Geschlechtsapparates einiger Mutanten von Drosophila melanogaster.* Z. ind. Abst'lehre 34.

1936. Ephrussi, B. and G. W. Beadle. *A technique of transplantation for Drosophila.* Amer. Nat. 70.

1931. Gause, F. G. *Über den Einfluss verkürzter larvaler Ernährungszeit auf die Eiergrösse von Drosophila funebris und melanogaster.* Biol. Ztrbl. 51.

1931. Geigy, R. *Action de l'ultra-violet sur le pôle germinal dans l'œuf de Drosophila melanogaster.* Rev. Suisse Zool. 38.

1944. Geigy, R. und A. N. Aboim. *Gonadenentwicklung bei Drosophila nach frühembryonaler Ausschaltung der Geschlechtszellen.* Rev. Suisse Zool. 51.

1936. Gleichauf, R. *Anatomie und Variabilität des Geschlechtsapparates von Drosophila melanogaster.* Z. wiss. Zool. 148.

1943. Gloor, H. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an den Gonaden einer Letalrasse (lgl) von Drosophila melanogaster.* Rev. Suisse Zool. 50.

1913. Guyénot, E. *Etudes biologiques sur une mouche, Drosophila ampelophila Löw.* IV. *Nutrition des larves et fécondité.* V. *Nutrition des adultes et fécondité.* VI. *Résorption des spermatozoïdes et avortement des œufs.* VII. *Le déterminisme de la ponte.* C. r. Soc. Biol. Paris 74.

1940. Hadorn, E. *Prädetermination des Letalitätsgrades einer Drosophila-Rasse durch den mütterlichen Genotypus.* Rev. Suisse Zool. 47.

1943. Hadorn, E. und H. Zeller. *Fertilitätsstudien an Drosophila melanogaster.* I. *Untersuchungen zum altersbedingten Fertilitätsabfall.* Roux' Arch. 142.

1929. Hanson, F. B. and F. R. Ferris. *A quantitative study of fecundity in Drosophila melanogaster.* J. of exper. Zool. 54.

1923. Huettner, A. F. *The origin of the germ cells in Drosophila melanogaster.* J. of Morph. 37.

1914. Hyde, R. R. *Fertility and sterility in Drosophila ampelophila.* I. *Sterility in Drosophila with especial reference to a defect in the female and its behavior in heredity.* II. *Fertility in Drosophila and its behavior in heredity.* IV. *Effects on fertility of crossing within and without inconstant stocks of Drosophila.* J. of exper. Zool. 17.

1924. —— *Inbreeding, outbreeding and selection with Drosophila.* J. of exper. Zool. 40.

1936. Muller, H. J. *Construction of homozygous stocks.* D. I. S. 6.

1920. Nonidez, J. F. *The internal phenomena of reproduction in Drosophila.* Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 39.

1921. Pearl, R. and S. Parker. *Introductory discussions of the duration of life.* Amer. Natural. 55.

1922. —— *Experimental studies on the duration of life.* II. *Hereditary differencies in duration of life in line-bred streins of Drosophila.* III. *The effect of successive etherisations on the duration of life of Drosophila.* IV. *Data on the influence of density of population on duration of life in Drosophila.* V. *On the influence of certain environmental factors on duration of life in Drosophila.* Amer. Natural. 56.

1932. Pearl, R. *The influence of density of population upon egg production in Drosophila melanogaster.* J. of exper. Zool. 63.

1937. Poulson, D. F. *The embryonic development of Drosophila melanogaster.* Actualités scientifiques et industrielles, nº 498, Paris.

1944. Reiff, M. *Fertilitätsstudien an Selektionsstämmen von Drosophila melanogaster und ihr Verhalten bei Kreuzungen.* Rev. Suisse Zool. 51.

1932. Shapiro, H. *The rate of oviposition in the fruit fly, Drosophila.* Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 63.

1930. Umeya, Y. *Studies on the vigor of silkworms, Bombyx mori L.* Genetics 15.

1940. Vogt, Margr. *Die Förderung der Eireifung innerhalb hetero-plastisch transplantierter Ovarien von Drosophila durch die gleichzeitige Implantation der arteigenen Ringdrüse.* Biol. Zbl. 60.

1941. —— *Zur Artspezifität der Ringdrüsenwirkung auf die Dotterbildung und die imaginale Differenzierung bei Drosophila-Arten.* Biol. Zbl. 61.

Tome 52, nº 5. — Juin 1945.

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Bern
Direktor: Prof. Dr. H. Bluntschli

Gedanken zur Entwicklung des Amnions und des Dottersackes beim Menschen

von

Fritz STRAUSS

Bern.

Mit 24 Textfiguren und 1 Tabelle.

Unsere Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte lassen das Amnion der Säugetiere ganz schematisch aus der dorsalen Deckschicht des Keimschildes hervorgehen. Bei der Bildung sowohl eines Falt- wie auch eines Spaltamnions soll dabei nach der üblichen Darstellung die dünne Decke der Amnionhöhle aus Zellen des Embryonalknotens entstehen, während der Boden vom Embryonalschild gebildet würde. Der Mensch wird dabei zu der Säugetiergruppe mit Schizamnionbildung gestellt. In ähnlicher Weise wie man sich die prinzipielle Entwicklung des Amnions aus Derivaten des äusseren Keimblattes vorstellt, soll auch die Bildung des Dottersackes aus dem Entoderm erfolgen. Dabei spielt die Frage, ob das Nabelbläschen beim Menschen durch Dehiszenz zustande kommt, wie Grosser (1927) und die meisten anderen Autoren annehmen, oder ob das Entoderm zum Dottersack auswächst, wie Stieve (1931, 1936) mit Corning (1925) glaubt, im Augenblick keine entscheidende Rolle. Wesentlich ist dagegen die Feststellung, dass sowohl das menschliche Amnion als auch das Dottersackentoderm heute ganz allgemein als Abkömmlinge des äusseren bezw. des inneren Keimblattes betrachtet werden.

Diese Vorstellungen über die Bildung des Amnions und des Dottersackes beim Menschen basieren natürlich nicht, wie es

wünschenswert wäre, auf einer lückenlosen Serie embryologischer Frühstadien, sondern stützen sich zwangsläufig auf ganz verschieden weit und unter sich zusammenhangslose Einzelpräparate sowie auf wenig begründete, dafür aber umso zäher verteidigte Hypothesen. Nun sind aber in den letzten Jahren einige wesentliche und für die angeschnittenen Fragen entscheidende Beiträge zur Frühentwicklung des Menschen erschienen. Sie verlangen bei einer synthetischen Betrachtung der embryologischen Probleme eine Revision unserer Vorstellungen über die Leistungen der einzelnen Keimblätter, speziell deren Beteiligung an der Amnion- und Dottersackbildung. Da wir aber bisher nicht über die geschlossene, erstrebenswerte Serie menschlicher Keimstadien aus den ersten 3 Wochen verfügen, müssen wir versuchen, die noch vorhandenen Lücken vorläufig durch Vergleiche mit Beobachtungen an geeignetem Tiermaterial zu überbrücken. Hierfür kommt in erster Linie der Rhesusaffe in Betracht, dessen nahe phylogenetische Beziehungen zu den Hominiden einen solchen Versuch nicht allzu abwegig erscheinen lassen.

Nach der alten und vor allem von Grosser mit allem Nachdruck verfochtenen Hypothese würde allein der Mensch unter den Säugetieren kein Blastocystenstadium durchlaufen, sondern sich als solide Morula implantieren. Die nidationsreife Morula soll nach dieser Theorie aus einem dicken, mehrschichtigen Trophoblastmantel bestehen, der den zentral gelegenen Embryonalrest umgibt. Dieser würde sich bereits im Morulastadium in das schon jetzt reichlich vorhandene, extraembryonale Mesoderm, das sog. Morulamesoderm, und den Embryonalknoten gliedern. Der letzte zerfiel sehr frühzeitig in Ekto- und Entoderm, in denen durch interzelluläre Spaltbildungen die Amnionhöhle und der Dottersack entstehen würden. Diese Auffassung hat praktisch Eingang in alle Lehrbücher gefunden, wo sie sich bis heute erhalten hat (Clara, 1943; Grosser, 1944). Wie der implantationsreife, menschliche Keim tatsächlich aussieht, wissen wir noch nicht. Doch lassen die jüngsten, bisher bekannten menschlichen Keime vermuten, dass sich das Ei trotz gewisser artspezifischer Unterschiede auch bei *Homo sapiens* wie bei *Macacus* als Blastocyste einnistet.

Bevor ich auf die Entwicklung und Umgestaltung der Keimblase eintrete, will ich in Kürze den Aufbau der Makaken-Blastocyste während ihrer Einbettung in die mütterliche Schleimhaut

schildern, die am 9.—10. Tag *post ovulationem* stattfindet. Ich folge dabei den sehr umfassenden und kritischen Ausführungen von HEUSER AND STREETER (1941). Das im Nidationsablauf begriffene und von der Membrana pellucida befreite Ei (Abb. 2) ist etwas kleiner als der noch frei im Uteruslumen befindliche Keim (Abb. 1). Die Makaken-Blastocyste ist zu dieser Zeit eine dünnwandige Blase, deren Zellen bereits in die für die weitere Keimentwicklung unentbehrlichen Hilfselemente des Trophoblastes und die rein formativen Zellen des Embryonalknotens gesondert sind. Während der Cytotrophoblast das Blastocoel nur filmartig überzieht, hat sich am Embryonalpol, offenbar unter dem Reiz der Anlagerung, eine einseitige Verdickung der Chorionhülle gebildet (Abb. 2). An dieser kompakten Trophoblastplatte, der die Implantationsarbeit zufällt, ist zu dieser Zeit schon die erste Differenzierung in zwei Schichten erkennbar. Die äussere Lage hat syncytialen Charakter (Plasmoditrophoblast) und erfüllt resorptive Aufgaben, indem sie die Kerne des mütterlichen Epithels in sich aufnimmt.

Die tiefer gelegenen Elemente der Trophoblastplatte tauchen in die Masse der formativen Zellen, d. h. der den Embryo bildenden Zellen, des Embryonalknotens ein, an dem zu diesem Zeitpunkt bereits drei verschiedene Zelltypen zu erkennen sind (Abb. 2). Der Embryonalknoten wird von einer Cytotrophoblastschicht bedeckt, aus der im Laufe der weiteren Entwicklung das Amnion ensteht. Wir können daher die den Embryonalknoten bedeckenden Langhanszellen als *Amnioblasten* bezeichnen (Abb. 3). Die formativen Elemente dagegen sind grosse, blastomerenähnliche Zellen, die dicht beisammen liegen. Eine dünne, einschichtige Zellage trennt die beiden erstgenannten Typen von der Keimblasenhöhle. HEUSER AND STREETER bezeichnen diese Schicht flacher Zellen als p r i m ä r e s E n t o d e r m, das sich schon über den Embryonalpol hinaus ausdehnt und eine Strecke weit dem zarten Trophoblastschleier anliegt. Dieses primäre Entoderm kann nach STREETER (1938, 1941) kein Abkömmling der embryobildenden Zellen oder gar des Ektoderms sein, da die formativen Zellen zur Zeit des ersten Auftretens des primären Entoderms in der 8 Tage alten Blastocyste noch gar nicht zahlreich genug und noch ungenügend differenziert sind, um Entodermzellen abspalten zu können. STREETER ist darum der Auffassung, dass das primäre Entoderm,

das bald die ganze Keimblase auskleidet, im Primatenei unabhängigen Ursprunges ist. Die ersten Entodermzellen sind so nach STREETER keine Abkömmlinge der Keimscheibe, sondern haben sich bei der Eifurchung direkt gesondert. Für das primäre Entoderm, das den Embryonalpol seitlich überragt und das Blastocoel

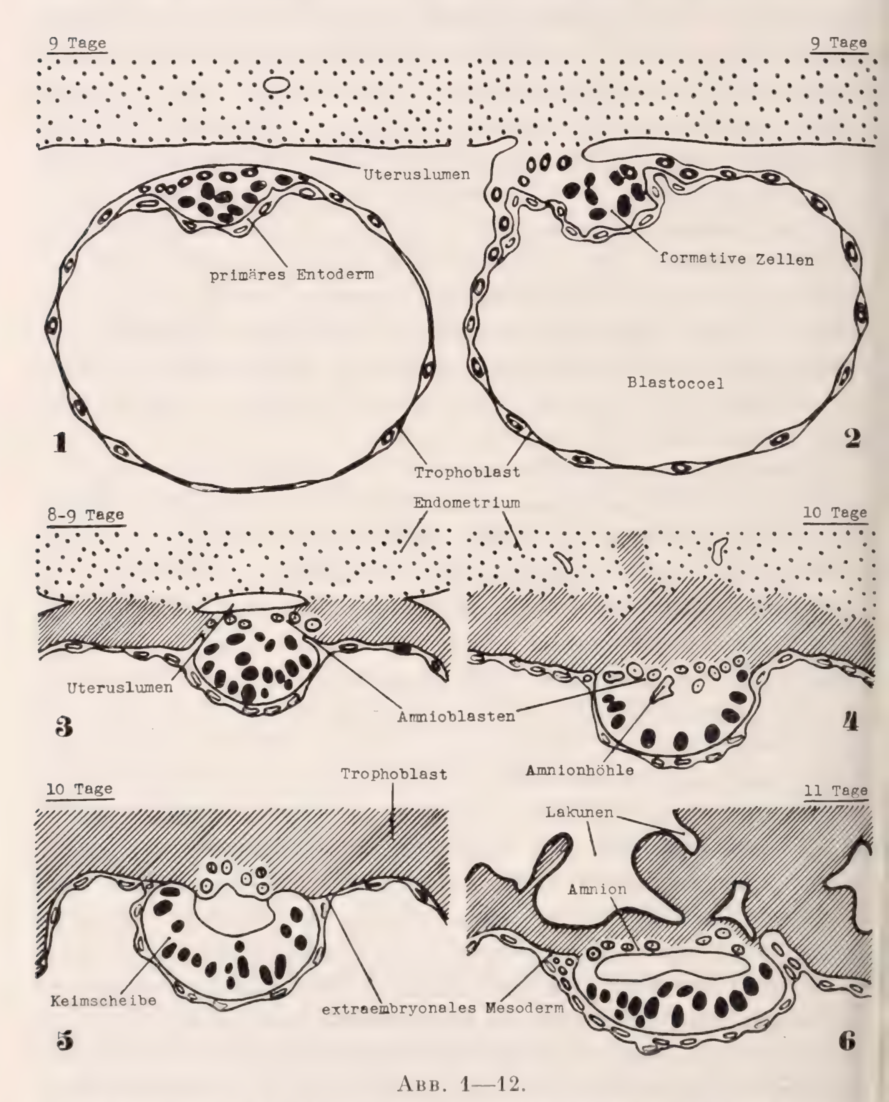
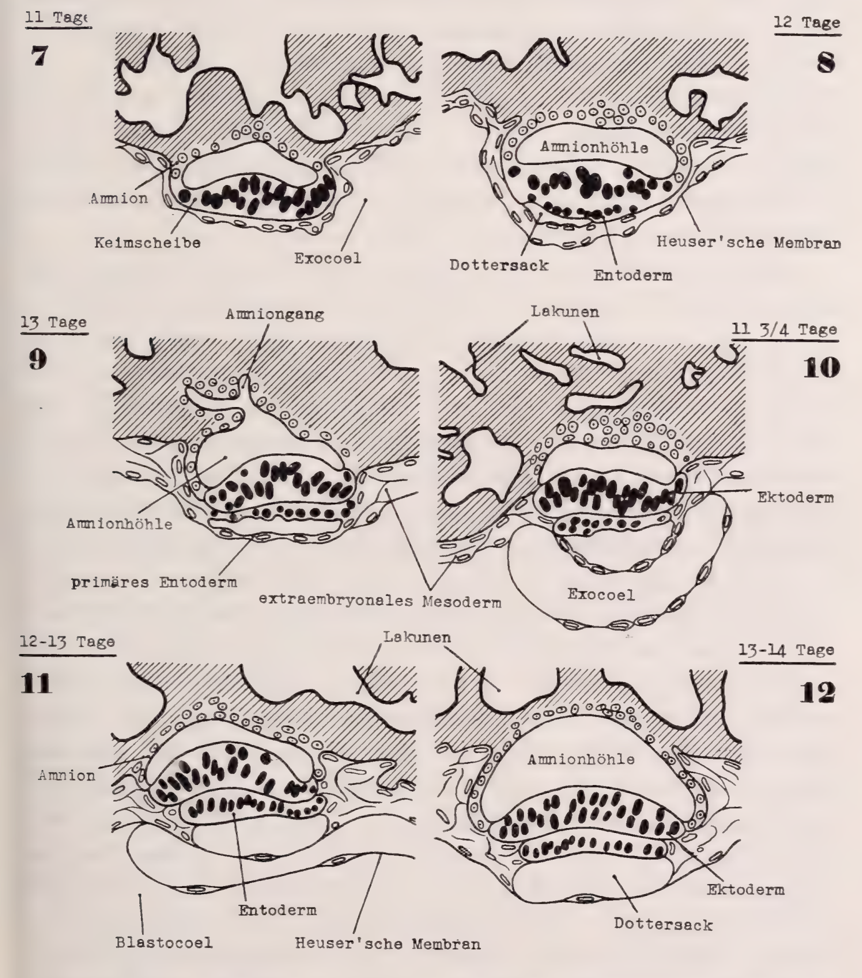


ABB. 1—12.

zeigen schematisch die Amnion- und Dottersackgenese bei *Macacus mulattus*. Das in Tagen angegebene Alter bezieht sich auf die einzelnen, den Zeichnungen zugrunde liegenden Objekte (bei HEUSER AND STREETER) und hat

auskleidet, nehmen Heuser and Streeter eine vom embryonalen nach dem anembryonalen Pol hin fortschreitende Differenzierung aus dem Trophoblast an.

Die Amnionbildung bei *Macacus* lässt sich mit Heuser and Streeter in vier Entwicklungsstadien einteilen. Die erste Phase



keinen Durchschnittswert. Die verschiedenen Gewebsarten sind durch unterschiedliche Kerngrösse sowie durch Punktierung und Schraffierung bezeichnet.

der Amniogenese beginnt etwa am 10. Tag mit der Anordnung der formativen Zellen zu einer Keimscheibe. Ueber und deutlich von ihr getrennt liegt eine Schicht Amnioblasten, die schon in der implantationsbereiten Keimblase als prospektive amnionbildende Elemente erkennbar sind. So ist das erste Stadium durch die Differenzierung und Absetzung der amniogenen Zellen aus dem Trophoblast charakterisiert (Abb. 3 u. 4). An der Verbindungsstelle von Amnioblasten und Keimscheibe tritt schon zu dieser Zeit eine Flüssigkeitsanhäufung in einem Interzellularspalt auf, der die Anlage der zukünftigen Amnionhöhle repräsentiert.

Das zweite Stadium der Amnionbildung, das gegen den 11. Tag einsetzt, ist vor allem durch die weitere Abspaltung amniogener Zellen aus dem Cytotrophoblast gekennzeichnet. Die Amnioblasten bilden jetzt eine dicke, einschichtige Lage kubischer Zellen über dem Cavum amnii (Abb. 5 u. 6).

Auch während der dritten Etappe, die um den 12. Tag herum beginnt, spaltet sich noch weiter Amnion vom Trophoblast ab. Die peripheren Abschnitte des Amnions sind dabei früher entwickelt als der zentrale Teil, der offenbar als Zuwachszentrum funktioniert (Abb. 7 u. 8). Die zentralen Partien weisen deshalb recht grosse Variationen in ihrer Differenzierung auf. Hier findet sich öfters auch ein unvollständiger Verschluss des Amnions, so dass die Amnionhöhle nicht selten, aber nur vorübergehend mit den Trophoblastlakunen in Verbindung steht. Es entsteht dadurch ein Amniongang (Abb. 9), der wohl morphologisch, aber keinesfalls genetisch dem Amnionnabel der Vögel gleicht. Als Hauptcharakteristikum des 3. Stadiums der Amniogenese gilt das erste Auftreten eines Zellnetzes zwischen Amnionepithel und dessen Mutterboden, dem Cytotrophoblast (Abb. 10). Dieses lockere Maschenwerk entwickelt sich *in loco* aus dem Trophoblast und ist genetisch dem Bindegewebe der Chorionzotten, das sich ebenfalls an Ort und Stelle aus den Langhans'schen Zellen differenziert, durchaus analog. Wir können daher jenes Retikulum als Amnionbindegewebe ansprechen, dessen trophoblastische Herkunft durch die Untersuchungen von Heuser and Streeter erwiesen ist.

Das vierte und letzte Stadium der Amnionbildung (Abb. 11 u. 12) setzt mit dem 13. Tag ein und leitet fliessend in den endgültigen Zustand über. Als Grundzug der Schlussphase ist die weitere Zunahme und gleichzeitige Verfeinerung des zwischen

Trophoblast und Amnion gelegenen Netzwerkes zu betrachten. Die näher dem Amnion liegenden Zellen ordnen sich dabei zu einer Membran, die in Art einer einschichtigen Bindegewebshülle das Amnion mit Ausnahme des Zuwachszentrums bekleidet. Gleichzeitig füllt sich die Amnionhöhle in steigendem Mass mit dem vom Amnionepithel abgesonderten Fruchtwasser. Dabei dehnt sich das Cavum amnii mehr und mehr aus, wodurch die ursprünglich grosse Keimblasenhöhle stetig verkleinert wird.

Um die Entwicklung des Dottersackes am Primatenkeim verfolgen zu können, müssen wir wieder zu der sich implantierenden Blastocyste zurückkehren (S. 215), die ich schon als Ausgangspunkt unserer Betrachtung der Amniogenese gewählt habe. Während der Epithelpassage des Keimes (Abb. 2) hat nur eine ganz geringe Entwicklung von primärem Entoderm stattgefunden. Sie nimmt jedoch nach erfolgter Nidation, also nach dem 10. Tag, stark zu und bald darauf ist das ganze Blastocoel in der schon auf Seite 216 geschilderten Weise von primärem Entoderm ausgekleidet. Diese Feststellung unterstreicht die hohe Bedeutung des mütterlichen Einflusses für die Keimentwicklung (Strauss 1944). Gleichzeitig ordnen sich auch die embryobildenden Zellen zu einer definitiven Keimscheibe (Abb. 3 u. 4). So bilden die Zellen des primären Entoderms innerhalb der Keimblasenhöhle einen geschlossenen Sack, der dem Cytotrophoblast zunächst eng anliegt. Dieser von Trophoblastabkömmlingen umschlossene Hohlraum ist wohl mit dem Dottersack bei anderen Säugetieren vergleichbar, aber er wird jedoch bei *Macacus* nicht zum definitiven Dottersack. Wir können daher diese erste, sackartige Bildung mit Heuser (1941) als primitiven Dottersack oder besser als Exocoelblase bezeichnen. Die das Exocoel begrenzende, dünne Lage aus primären Entodermzellen wird in der amerikanischen Literatur nach ihrem Entdecker häufig auch als Heuser'sche Membran bezeichnet, eine Namensgebung, die ich der Kürze wegen auch in meinen Zeichnungen verwende. Lediglich ein Teil dieses primitiven Dottersackes findet beim Aufbau des definitiven Verwendung.

Zwischen dem 10. und 12. Tag zeigen die Keimscheibe und die unmittelbar unter ihr gelegenen primären Entodermzellen eine gesteigerte Aktivität (Abb. 7 u. 8). Diese ordnen sich dabei zu einer mehrschichtigen Entodermplatte, die durch einwandernde

Zellen auch Zuzug aus der Keimscheibe erhält. Ungefähr am 11. Tag treten zwischen der neugebildeten Entodermplatte und der unter ihr gelegenen Heuser'schen Membran interzelluläre Spalten auf. Sie fliessen etwa am 12. Tag zusammen (Abb. 8), um die Anlage des definitiven Dottersackes zu bilden, der bei Embryonen vom 13. Tag als deutliches Bläschen erkennbar ist (Abb. 9). Die verdickte Entodermplatte stellt so einerseits nur das Dach des definitiven Dottersackes dar und enthält andererseits die Anlage des Darmrohres. Die Hauptmasse des Dottersackentoderms dagegen wird wie die ganze Exocoelmembran von den aus dem Trophoblast stammenden, primären Entodermzellen geliefert. Die Zellen des grossen, ausserembryonalen Abschnittes des Dotterblattes, der Heuser'schen Membran und des extraembryonalen Mesoderms sind genetisch nahe verwandt und ausschliesslich Hilfselemente zum Keimaufbau. So sondert sich gegen Ende der zweiten Woche der endgültige vom primitiven Dottersack, ohne dass dessen Wand eröffnet oder unterbrochen würde. Die Exocoelblase zieht sich vor dem definitiven, sich nach den ersten Tagen der Entwicklung rasch vergrössernden, Dottersack langsam zurück. Ende der dritten, anfangs der vierten Woche treten an einzelnen Stellen in der Wand des primitiven Dottersackes Lücken auf, die rasch an Grösse und Zahl zunehmen und so aus der ehemals geschlossenen Wand eine gefensterte Membran bilden. Diese löst sich weiter auf und hinterlässt anfangs noch einzelne breitere oder schmälere Gewebsstreifen. Bald ist der primitive Dottersack völlig obliteriert und alle Spuren von ihm verschwunden.

Die erste Mesodermbildung im Makakenkeim wird am 10. Tag in den Winkeln zwischen Embryonalknoten und Chorion erkennbar (Abb. 5 u. 6). Während der nächsten 2–3 Tage wird die ganze choriale Hüllschicht durch die Ausbreitung des primären Entoderms zweischichtig und vom Trophoblast abgegebene Flüssigkeit hat die Tendenz die frisch entstandene Exocoelmembran vom Chorion zu trennen. Dabei wächst Mesoderm in die zwischen Trophoblast und primärem Entoderm auftretenden Lücken ein. Seiner Entwicklung nach mag dieses Mesenchym vom Cytotrophoblast wie auch vom primären Entoderm stammen. In beiden Fällen aber ist es trophoblastischer Herkunft, da sich ja auch die Heuser'sche Membran aus dem Cytotrophoblast differenziert hat. Zu dieser Zeit — Ende der zweiten Woche — ist alles Binde-

gewebe noch extraembryonaler Abstammung, da die Ektodermplatte, wie wir gesehen haben, noch in Entstehung begriffen ist. Erst um den 17. Tag wird durch die beginnende Primitivstreifenbildung Körpermesoderm zwischen Ekto- und Entoderm sichtbar.

Nachdem wir so auf Grund der Forschungen der Streeterschen Schule in lückenloser Serie die Prinzipien der Amnion- und Dottersackbildung bei einem Primaten kennen gelernt haben, sei mir der Versuch gestattet, aus den bisher bekannt gewordenen Bruchstücken frühester menschlicher Entwicklung die Amnion- und Dottersackgenese an Hand einfacher Zeichnungen zu rekonstruieren. In der Schilderung der einzelnen Objekte folge ich dabei einer Aufstellung der jüngsten menschlichen Keimstadien, die nach dem Grad ihrer Choriondifferenzierung eingereiht wurden (Tab. 1) (Strauss).

Tabelle 1.

Zusammenstellung einiger wichtiger und sehr junger menschlicher Keimlinge.

Phase der Choriondifferenzierung	Keim	Alter in Tagen	Stadium der Dottersackentwicklung	Autor
I	Nr. 7699	— 11	1	Hertig and Rock
	Miller	11 +	2	Miller, Streeter
	Nr. 7700	12	3	Hertig and Rock
	Werner	12 +	5	Stieve
	EB	12—13	6	Faber
II	Dible and West	12—14	4	Dible and West
	Torpin	13	7	Krafka
	Linzenmeier	13	8	Linzenmeier
	Peters	13	10	Peters
	Yale	13 +	9	Ramsey
	Edwards-Jones-Brewer	15	11	Brewer
III	Andô u. a.	15	12	Hiramatsu

Beim bisher jüngsten Keim (Abb. 13), der sich in der Carnegie-Sammlung unter Nr. 7699 findet, wird der in der bisherigen Vorstellung über die Dottersackentwicklung beim Menschen befan-

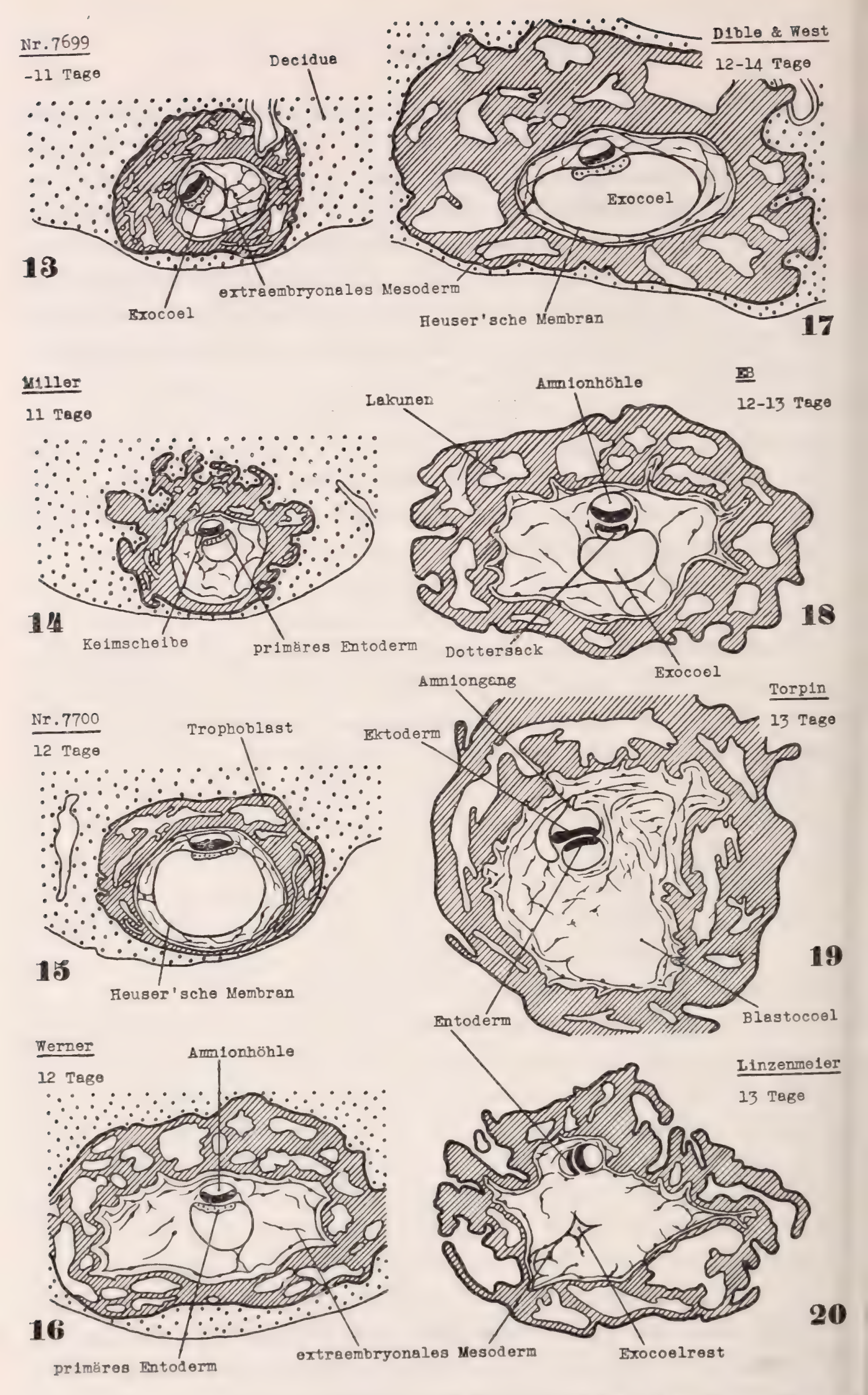
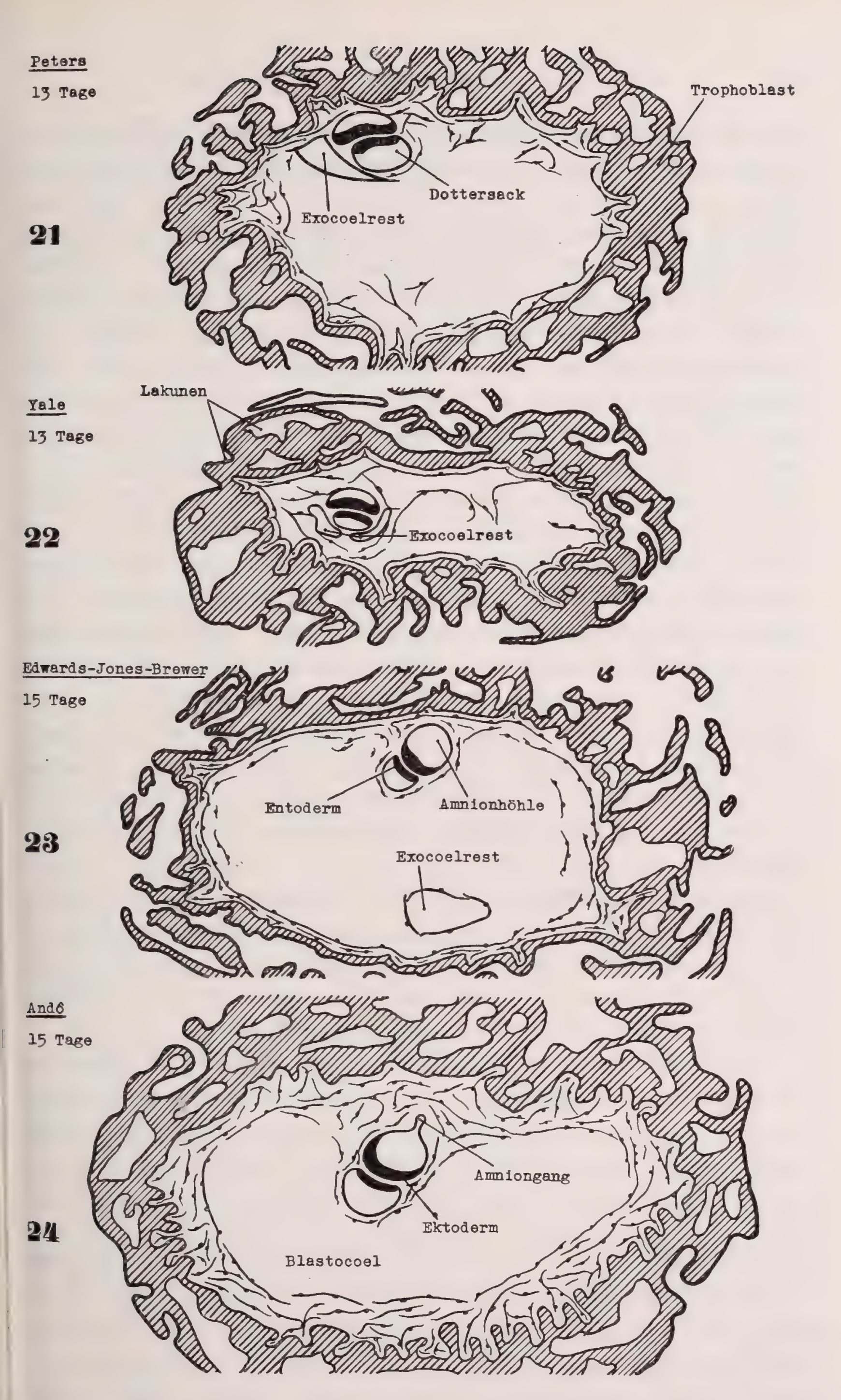


Abb. 13—24. — veranschaulichen unter Benützung und Vervollständigung d
des Dottersack



…nematischen Figuren von Hertig and Rock die Bildung der Amnionhöhle und …im Menschen.

gene Beobachter die grosse, zentrale Höhle als Dottersack ansprechen. Es ist aber, wie sich aus den älteren Stadien retrospektiv und unschwer urteilen lässt, die von der Heuser'schen Membran umschlossene Exocoelblase. Am Rand der Keimscheibe hängt die Exocoelmembran mit der Entodermplatte zusammen. Jedoch besteht kein Übergang, sondern eine scharfe Grenze zwischen den Zellen der beiden Strukturen. Die spindel- und sternförmigen Elemente der Heuser'schen Membran sind klar von den grossen und mehr kubischen Zellen der Entodermplatte zu unterscheiden, welche stellenweise schon mehrschichtig geworden ist, ohne aber selbst Zeichen einer aktiven Vermehrung erkennen zu lassen. Diese Feststellung spricht so einerseits für die Beteiligung von zelligen Elementen aus der Keimscheibe am Aufbau der Entodermplatte und andererseits für eine zunehmende Aktivität in der Embryonalanlage, die zur fortschreitenden Sonderung in Ektoderm und Darmentoderm führt. Das Amnion bildet über der Ektodermanlage ein praktisch schon vollständig geschlossenes Dach, an dem sich wie bei den Rhesuskeimen der Übergang des Cytotrophoblastes in die amniogenen Zellen leicht nachweisen lässt. Die Amnioblasten gleichen in Form und Aussehen den spindelförmigen Zellen des extraembryonalen Mesoderms, das sich bei den menschlichen Keimen schon frühzeitig reichlich entwickelt.

Auch das Ei Miller (Abb. 14), das lange Zeit als jüngster menschlicher Keim galt, enthält noch keine Dottersackanlage. Der unter dem Keimschild gelegene und von diesem etwas getrennte Zellkomplex darf höchstens als noch nicht näher differenziertes, primäres Entoderm angesprochen werden.

Bei der Keimblase Nr. 7700 (Abb. 15) ist das Blastocoel zwischen Exocoelmembran und umgebenden Cytotrophoblast von netzig angeordnetem, extraembryonalem Mesoderm erfüllt, dessen schrittweise Differenzierung aus der Langhans'schen Zellschicht gerade hier sehr schön zu verfolgen ist. Genau so wie beim jüngsten Keim ist auch hier die Heuser'sche Membran gefenstert und zwar speziell am anembryonalen Pol. Die stärkere Fensterung der Heuser'schen Membran des älteren Objektes im Vergleich zu Nr. 7699 muss nach den Erfahrungen an den Makakenkeimen und in Relation zu den noch folgenden Stadien als Reifezeichen dieser Struktur angesehen werden. Die Grenze

zwischen den Zellen der Exocoelmembran und der noch nicht sehr ausgeprägten Entodermplatte ist auch hier sehr scharf und eindeutig.

Bei dem Keimling WERNER (Abb. 16) hat STIEVE (1936) den von einer Lage platter Zellen umschlossenen, dorsal vom Entoderm begrenzten Hohlraum als Gussform des Dottersackes angesprochen und darauf seine Theorie der Dottersackgenese beim Menschen aufgebaut. STIEVE ist der Ansicht, dass das Entoderm zum Dottersack auswächst, wobei es der vom extraembryonalen Mesoderm in einer grossen Masche vorgebildeten Form folgen soll. Die unter dem Keimschild gelegene Entodermschicht bildet erst eine einfache Zellage, die nach ihrem Verhalten gerade noch als primäres Entoderm angesprochen werden kann. Vielleicht weisen die an einzelnen Stellen des Schildentoderms gelegenen, grösseren Zellen auf eine beginnende Aktivität des Entoblasten hin, die zur Dottersackbildung führt. Dazu kommt der von STIEVE als besonders auffällig registrierte Befund, dass die Wandung der Dottersackform nicht allseitig geschlossen ist, sondern an vielen Stellen grosse Lücken aufweist. Gerade mit dieser Tatsache hat STIEVE seine Theorie der Dottersackgenese zu begründen versucht. Wir sehen jedoch heute in der Fensterung ein ganz typisches Verhalten der reifen Exocoelmembran, deren Zellen sich nach STIEVES eigenen Angaben in keiner Weise von den Zellen des Morulamesoderms unterscheiden. Der für das Ei Werner beschriebene Amnionzipfel darf nach der auf Seite 218 gebrachten Darlegung ohne Bedenken als das Zuwachszentrum des Amnions angesehen werden.

Der von DIBLE AND WEST (Abb. 17) beschriebene Keim steht auf Grund der decidualen Veränderungen in der oben gezeigten Aufstellung junger menschlicher Keimstadien am Beginn der zweiten Phase. Seine Trophoblastdifferenzierung würde ebenso wie die Entwicklung der Keimscheibe allerdings noch eine Einreihung in das erste Stadium zulassen, zumal an seiner dünnen Entodermplatte auch keine Anzeichen einer beginnenden Dottersackbildung zu erkennen sind. An ihren Rändern steht die noch relativ ruhige, nur aus kubischen Zellen aufgebaute Entodermplatte mit der Heuser'schen Membran in Verbindung, die durch extraembryonales Mesoderm mit dem Chorion verbunden ist. Das epitheliale Dach der Amnionhöhle wird von einer dünnen Binde-

gewebsschicht bedeckt, deren Zellen mit der mesodermalen Innenauskleidung der Blastocyste in kontinuierlichem Zusammenhang stehen.

Bei dem seiner Chorionentwicklung nach gegenüber dem letztgenannten Objekt jüngeren Ei EB (Abb. 18) findet sich dagegen unter der gut abgesetzten Ektodermplatte eine Zellanhäufung, die ein kleines, aber deutliches Lumen umschliesst. Eine Gruppe grosser, mehr kubischer Zellen liegt dicht gepackt als Entodermplatte unter dem Keimschild. Wir können sie hier, für menschliche Keime zum ersten Mal, als Darmentoderm ansprechen, das an den Rändern scharf begrenzt mit dem extraembryonalen Mesoderm in Verbindung steht. Die noch kleine, ventral vom Darmentoderm gelegene Lichtung stellt somit die erste Anlage des definitiven Dottersackes dar. Nur durch eine Mesodermschicht getrennt, folgt ventral auf die Dottersackanlage das Exocoel, dessen Dach auch den Boden des endgültigen Dottersackes bildet. Der Entwicklungszustand des Keimes EB erinnert sehr stark an die 12 Tage alte Makaken-Blastocyste, an der wir ebenfalls die erste Bildung des Dottersackes durch Dehiszenz zwischen Darm- und primärem Entoderm und die daraus resultierende Abdrängung des Exocoels vom Embryonalknoten beobachten konnten.

Im nächstfolgenden menschlichen Entwicklungsstadium, dem Torpin-Ei (Abb. 19), hat sich der Dottersack bereits stärker ventral ausgedehnt. Das Exocoel liegt als ein noch immer relativ grosser Sack rostral vom Embryonalschild und bedeckt von vornher die Amnionhöhle. Das Cavum amnii lässt als bisher jüngstes Objekt eine dorsale, blindsackförmige Ausstülpung, einen Amniongang, erkennen, wie er uns auch bei den Rhesuskeimen begegnete und wie er von Bryce (1924), Grosser (1927), von Möllendorff (1921), Strahl-Benecke (1910) u.a.m. schon öfters für allerdings ältere menschliche Objekte beschrieben wurde. Seine Entstehung müssen wir uns im Zusammenhang mit der Bildung des Amnions aus dem Trophoblast erklären. Der Amniongang ist sicher kein rudimentäres Organ und hat auch keinen phylogenetischen Wert.

Bei dem bereits klassisch zu nennenden Ei Linzenmeier (Abb. 20) hat sich das Exocoel bis auf ein unscheinbares Bläschen zurückgebildet, das durch Mesodermzüge, die Reste der ehema-

ligen Heuser'schen Membran sind, mit der Bindegewebsauskleidung in Verbindung steht.

In dem nächstälteren Keim PETERS (Abb. 21) hat der endgültige Dottersack etwa die Grösse der Amnionblase erreicht, aber schon im folgenden Stadium, dem YALE-Embryo (Abb. 22), bleibt er in seiner Ausdehnung wieder hinter der Amnionhöhle zurück. Ventrolateral vom Dottersack liegen noch 2 kleinere Exocoelreste.

Bei dem EDWARDS-JONES-BREWER-Ovum (Abb. 23), dessen Alter auf 15 Tage geschätzt wird, ist der Dottersack noch immer kleiner als die Amnionhöhle und ein von einer durchlöcherten Membran umschlossener Exocoelrest liegt an der ventralen Peripherie des Blastocoels.

Erst wiederum bei dem mit dem EDWARDS-JONES-BREWER-Ei etwa gleich alten Keim ANDÔ (Abb. 24), der auf Grund des Zottenbaues seiner Trophoblastschale in die dritte Phase der Choriondifferenzierung überleitet, erreicht der definitive Dottersack die Grösse des Cavum amnii. Die Exocoelblase ist völlig verschwunden und die Reste der ehemaligen Heuser'schen Membran dürften wieder völlig im extraembryonalen Mesoderm aufgegangen sein.

Nach diesen Darlegungen lässt sich die Amniogenese beim Rhesusaffen und beim Menschen wie folgt zusammenfassen: In der ersten Entwicklungsperiode entstehen über dem Embryonalknoten an Ort und Stelle aus dem Cytotrophoblast amniogene Zellen, die sich zu einer Membran vereinigen und an den Rändern mit der Keimscheibe in Verbindung stehen. Während des zweiten Stadiums formiert sich das Amnion langsam zu einer geschlossenen Decke. Zwischen ihr und dem Embryonalknoten treten als Anlage der Amnionhöhle Interzellularspalten auf. In der dritten Phase erhält dann das Amnionepithel durch ebenfalls vom Trophoblast abgespaltene Mesodermzellen seine bindegewebige Bekleidung. Das Schlusstadium ist durch allmähliche Ausdehnung der Amnionhöhle charakterisiert und leitet in den endgültigen Zustand über.

Die Dottersackentwicklung setzt beim Menschen nicht so frühzeitig ein als bisher allgemein vermutet wurde. Als Vorläufer des Dottersackes tritt ein in der Keimblasenhöhle zentral gelegener Hohlraum, eine Exocoelblase auf, der von einer zarten und einschichtigen Lage flacher Zellen, den primären Entodermzellen, umschlossen wird. Die Elemente dieser Exocoelmembran sind

Abkömmlinge des Chorionmesoderms. Das Exocoel ist in den frühesten menschlichen Entwicklungsstadien relativ grösser als in den etwas älteren Keimen, weil mit zunehmender Vergrösserung der Blastocyste auch mehr extraembryonales Mesoderm aus dem Cytotrophoblast in das Blastocoel hinein abgespalten wird. Dadurch erhält die menschliche Keimblasenhöhle ihre als Magma reticulare bekannte netzige Struktur.

Der eigentliche Dottersack tritt in den menschlichen Keimstadien wie bei den Makaken-Embryonen um den 13. Tag herum auf. Er entsteht durch Spaltbildung zwischen dem dorsalen Abschnitt der aus primitiven Entodermzellen aufgebauten Exocoelmembran und der erst zu diesem Zeitpunkt formierten Darmentodermplatte.

Amnionhöhle und Dottersack haben darnach beim Menschen eine ziemlich gleichartige Entwicklung, indem beide Hohlorgane durch Dehiszenz zwischen rein formativen Zellen und den für die Keimentwicklung notwendigen Hilfselementen entstehen. Bei der Amnionhöhle besteht der Boden aus Ektoderm und das bogenförmige Dach ist trophoblastischer Herkunft. Auch die Zellen der Dottersackwand entstammen von zwei Quellen: Den dorsalen Teil bildet das Darmentoderm, das durch Induktion und durch Auswanderung aus dem Keimschild entsteht, während die ventrale Wand des Dottersackes ein Abkömmling des extraembryonalen Mesoderms ist, das sich ebenfalls aus dem Trophoblast herleitet.

So werden auch die in den embryonalen Körper nicht miteinbezogene Anteile des Amnions und des Dottersackes genau wie die Placenta von den aus dem Trophoblast differenzierten Hilfselementen gebildet. Die geäusserte Ansicht bedeutet eine Einschränkung der alten Keimblätterlehre für den Menschen, nach der das menschliche Spaltamnion völlig ektodermaler Abkunft und die gesamte Dottersackwand entodermalen Ursprunges sind. Die neue Auffassung vereinfacht auch unsere Annahme von der verschiedenen Herkunft der einzelnen extraembryonalen Mesodermarten, wie des Amnion-, Dottersack-, Haftstiel- und Trophoblastmesoderms sowie des Magma reticulare. Alle diese Bezeichnungen haben nur noch einen genetisch-topographischen Wert, der lediglich angibt, wo sich das betreffende extraembryonale Bindegewebe aus dem Trophoblast bezw. dessen Abkömmlingen gesondert hat.

BIBLIOGRAPHIE

1924. Bryce, T. H. *Observations on the early development of the human embryo.* Trans. Roy. Soc. Edinburgh, vol. 53, p. 533.

1943. Clara, M. *Entwicklungsgeschichte des Menschen*, 3. Aufl., Leipzig, Quelle & Meyer.

1925. Corning, H. K. *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.* 2. Aufl., München, J. F. Bergmann.

1941. Heuser, C. H. and Streeter, G. L. *Development of the Macaque embryo.* Carnegie Inst. Wash. Pub. No. 525, Contrib. to Embryol. No. 181; vol. XXIX, p. 15.

1931. Stieve, H. *Die Dottersackbildung beim Ei des Menschen.* Anat. Anz., Erg.-Bd., Bd. 72, S. 44.

1941. Streeter, G. L. Siehe Heuser and Streeter.

1944. Strauss, F. *Die Implantation des Keimes, die Frühphase der Placentation und die Menstruation.* Bern, P. Haupt.

Die weiteren, hier nicht genannten Literaturhinweise finden sich bei Strauss (1944).

Tome 52, nº 6 — Juin 1945

Versuche zur experimentellen Herstellung haploider Axolotl-Merogone

von

Erwin STAUFFER

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern.[1])

Mit 10 Tabellen und 52 Textabbildungen.

INHALT

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der Bernischen Hochschule.

I. PROBLEMSTELLUNG

Axolotl hat wie *Triton* und andere Urodelen die Fähigkeit der physiologischen Polyspermie. Das Ei wird meistens von mehreren Spermien befruchtet, von denen aber bei normalem Verhalten nur eines an der Weiterentwicklung teilnimmt.

Da man an Axolotleiern wie bei *Triton* die Lage der Richtungsspindel an einem weisslichen Fleck erkennt, in der Folge als Eifleck bezeichnet, und nach Methode Curry (1931 und 1936) das Plasma an dieser Stelle absaugen kann, lassen sich eikernlose Eier herstellen. Sie sind nach Fankhauser (1937) als Andromerogone zu bezeichnen.

Axolotl kommt in schwarzer und weisser Rasse vor. Es lassen sich einerseits homosperme Haploide, andererseits merogonische Rassenbastarde herstellen, je nach dem man Männchen und Weibchen der gleichen oder verschiedener Rassen paart. Das Ziel der vorliegenden Untersuchung war die Möglichkeit der merogonischen

Entwicklung des Axolotleies genauer festzustellen, gleichzeitig die merogonische Entwicklung zytologisch genauer zu untersuchen. Diese ist wie bei *Triton*, wo sie von Fankhauser in einer Reihe mustergültiger Arbeiten (1925, 1929, 1931, 1932, 1934) analysiert wurde, ziemlich variabel. Für die vorliegende Arbeit bildeten homosperme Merogone hauptsächlich der schwarzen Rasse das wesentliche Material, doch wurden auch Keime der weissen Rasse und Bastardkeime untersucht. Dabei wurden die diploiden und haploiden Keime der verschiedenen Kombinationen wie folgt bezeichnet:

Kombination

schwarz ♀ × schwarz ♂:	diploid = S×S,	haploid = (S)×S
schwarz ♀ × weiss ♂:	,, = S×W,	,, = (S)×W
weiss ♀ × schwarz ♂:	,, = W×S,	,, = (W)×S
weiss ♀ × weiss ♂:	,, = W×W,	,, = (W)×W

Alle diese Abkürzungen sind Phaen-Bezeichnungen. Es wird nicht Rücksicht darauf genommen, ob die schwarzen Tiere homozygot oder heterozygot in bezug auf das Allelpaar für schwarz-weiss sind. Homozygote und heterozygote Tiere sind phänotypisch gleich; schwarz dominiert über weiss.

Als erste haben Jollos und Peterfi (1923) die Herstellung merogonischer Axolotlkeime versucht, indem sie den Eikern mit dem Peterfi'schen Mikromanipulator aus der Eizelle zu entfernen suchten. Bei diesen Versuchen wurden keine normalen haploiden Keime erhalten. Wie sich im Folgenden zeigen wird, ist die Curry-sche Methode geeigneter. Sie wurde auf Axolotl zuerst von Baltzer (1938) angewendet und von mir in grösserem Masstabe durchgeführt [1].

[1] Ich möchte Herrn Prof. F. Baltzer für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für seine stete, freundliche Unterstützung, und für die Überweisung experimentellen Materials herzlich danken. Ich danke auch Herrn Prof. F. E. Lehmann, der mir durch sein reges Interesse an der Arbeit in Diskussionen manchen wertvollen Ratschlag erteilte. — Endlich sei der Stiftung für wissenschaftliche Forschung an der Universität Bern gedankt, die Herrn Prof. Baltzer bei der Herstellung des Materials unterstützte, das in der vorliegenden Untersuchung zur Verarbeitung kam.

II. BEOBACHTUNGEN ÜBER EIABLAGEN UND ÜBER DIE ENTWICKLUNG NORMAL BEFRUCHTETER EIER

Die Axolotl wurden während der auf den Winter und das Frühjahr fallenden Laichzeit einzeln in Aquarien gehalten und erst zusammengebracht, wenn eine Ablage stattfinden sollte. Es wurden dann ein oder zwei Männchen zu einem weiblichen Tier gesetzt. In erfolgreichen Fällen können nach einigen Tagen kegelförmige Spermatophoren, die am Grunde des Gefässes angeklebt sind, beobachtet werden. Dann beginnt ein, höchstens zwei Tage später das Weibchen mit der Eiablage. Diese dauert ein bis zwei Tage und liefert in guten Fällen bis zirka 600 Eier.

Verschiedene Versuche zur künstlichen Förderung der Spermatophoren und Eiablage wurden gemacht. Als günstig hat sich in vielen Fällen, aber nicht immer, entsprechend einer von der entwicklungsmechanischen Abteilung Mangold des Kaiser- Wilhelm-Institutes für Biologie in Berlin gemachten Mitteilung (D. Bodenstein), ein Temperatursturz erwiesen. Im Momente der Paarung werden eine Anzahl Eisstücke in das Aquarium gebracht, sodass die Wassertemperatur von ca. 18° C. auf 8—10° C. hinunterfällt. Oft genügte auch Einsetzen in winterkaltes Leitungswasser. Die schwierigste Zeit einer erfolgreichen Paarung ist die während der heissen Sommermonate. Im Winter und Frühjahr kann dagegen ein Weibchen alle zwei Monate zu einer Eiablage kommen. Es scheint besser zu sein, wenn die Tiere ihre Eier regelmässig ablegen. Lange im Tier zurückgehaltene Eier entwickeln sich wahrscheinlich schlechter. Im übrigen kann das Eimaterial von verschiedenen Tieren und Ablagen qualitativ recht verschieden sein. In den besten Ablagen sind alle oder fast alle Eier befruchtet, im animalen Bereich gleichmässig pigmentiert, und weisen eine mittlere Zahl von Spermaeinschlägen auf. Sie beginnen normal zu furchen, und die Keime entwickeln sich gut. Eier mit fleckig verteiltem Pigment entwickeln sich schlechter.

Für die in dieser Arbeit gemachten Versuche wurden in der Regel die Eier von normalen Ablagen der intakten Tiere verwendet. Nur in zwei Fällen wurden ein männliches und ein weibliches Tier geöffnet, die Eier dem Eileiter entnommen, durch künstliche Be-

fruchtung mit Sperma zur Entwicklung gebracht. Diese verlief normal. Ca. 65% der so befruchteten Eier entwickelten sich.

Bei gewöhnlicher Aufzucht vollzieht sich die Entwicklung in den normalen Hüllen, d. h. in Gallerthülle und Dotterhaut. Zur Operation nach CURRY muss die Gallerthülle entfernt werden, sodass das Ei nur noch in der dünnen Dotterhaut liegt. Solche Keime zeigen oft Gastrulationsschwierigkeiten: Es entstehen Exogastrulae (vgl. HOLTFRETER 1931, S. 451). Die Dotterhaut allein bietet offenbar dem dotterreichen Keim bei der Gastrulation nicht genügend Halt. Das Axolotlei ist in dieser Hinsicht wesentlich empfindlicher als das dotterärmere Ei von *Triton palmatus* oder *alpestris*. Die Eivolumina von Axolotl und *Triton palmatus* verhalten sich annähernd wie $2\frac{3}{4}$ zu 1.

III. DIE ENTWICKLUNGSGESCHWINDIGKEIT NORMALER AXOLOTLKEIME BEI VERSCHIEDENEN TEMPERATUREN

Axolotleier entwickeln sich bei sehr verschiedenen Temperaturen, die allerdings nicht zu hoch sein dürfen, normal. Dies ist für experimentelle Zwecke, z. B. für die Herstellung von Chimären von grossem Vorteil, da man durch Temperaturveränderungen die Entwicklung ohne Schaden stark verlangsamen oder beschleunigen kann.

Im folgenden ist eine Übersicht über die durchschnittlichen Entwicklungszeiten normal abgelegter Axolotleier i n der Gallerthülle bei verschiedenen Temperaturen gegeben [1]. Zur Charakterisierung der Stadien wurden die Bilder HARRISONS von *Amblystoma* [2] und der Atlas GLÄSNERS (1925) für *Triton* verwendet. Fast alle untersuchten Keime stammen aus derselben Ablageserie eines Weibchens. Es wurden 23 Portionen zu durchschnittlich ca. 9 Eiern beobachtet.

---

[1] Es wurden auch eine grosse Zahl Keime, bei denen die Gallerthülle entfernt wurde, beobachtet. Die Furchungszeiten stimmen mit denen der nicht enthüllten Keime überein. Letztere dürfen in der Zuchtschale nicht zu grossen Klumpen verkleben.

[2] Gezeichnet von L. KRAUSE, nicht veröffentlicht.

Tabelle 1. — *Die Entwicklungszeiten normaler Axolotl-Keime bei verschiedenen Temperaturen.*

Furchungsstadium			Durchschnittliche Furchungszeit in Stunden			
Harrison	Gläsner		8° C.	13° C.	18° C.	25° C.
		Beginn 1. Furche		12,30	7,05	5,20
2	1	1. Furche (2 Zellen)		15,30	7,40	6,00
		Beginn 2. Furche		16,40	8,25	
3	2	2. Furche (4 Zellen)	35	19,00	9,30	6,50
4	3	8 Zellen	44	21,15	11,20	7,40
5	4	16 Zellen		23,30	12,30	8,20
6		junge Morula	61	26,30	15,40	9,40
7	5	alte Morula		37	17,00	12,00
8		jüngere Blastula	86	44	20,30	15,30
8+	6	alte Blastula		63	ca. 30*	
9	7	erste unregelmässige Andeutung des Urmundes	110	65	ca. 42*	23
10	9−	früher sichelförmiger Urmund	170	84	43	
11	10	Urmund 2/3 Kreis bildend		103	ca. 51*	
12	12	kleiner Dotterpfropf		115	64	45
19–20	18	ganz früher Embryo		ca. 180	86	ca. 62
26	21	Embryo mit rundlicher Schwanzknospe			115	
29–30	24–25	Längliche Schwanzknospe, flacher Kiemenwulst			127	78
35–36	30	Kurze Kiemenstummel, Schwanzknospe mit Flossensaum			160	105
37	32	Einfache Kiemenstummel durchblutet			186	

* Keime einer anderen Serie.

Für die aus der Gallerte genommenen Keime erwiesen sich die Temperaturen von 18° und 13° C. als günstigste Zuchttemperaturen. Bei 18° C. erreichten von 42 solchen normal gefurchten Eiern 36, bei 25° C. von 16 Keimen nur ein Stück das Stadium Harrison 36. Bei 13° C. durchliefen von 44 Keimen 36, bei 8° C. von 19 Keimen 10 das Harrison-Stadium 20. In der Gallerte entwickeln sich die Eier auch bei 8° und 25° C. ziemlich gut.

Für die Versuche dieser Arbeit wurde, wenn besondere Angaben fehlen, die Temperatur von 18° C ± 0,3. als konstante Normaltemperatur gewählt. Auch in diesem Falle treten, wie SCHÖNMANN (1938, S. 350) für *Triton* gefunden hat, gewisse Schwankungen im Entwicklungstempo auf. Tabelle 2 gibt hiefür eine Übersicht.

TABELLE 2. — *Entwicklungszeiten von Axolotl-Keimen bei konstant 18° C.*

Furchungsstadium	Durch-schnittl. Zeit	Zahl der Keime	Kürzeste Zeit (Zahl der Keime)	Längste Zeit (Zahl der Keime)
Beginn 1. Furche . . .	7,05	12	6,40 (1)	7,25 (6)
2-Zellstadium	7,40	29	6,50 (1)	9,10 (1?)
Beginn 2. Furche . . .	8,25	5	7,55 (1)	9,15 (2)
4-Zellstadium	9,30	17	8,35 (4)	10,45 (3?)
8-Zellstadium	11,20	19	10,30 (1)	12,10 (1)
16-Zellstadium	12,30	16	11,40 (1)	12,45 (8)
Harrison-Stadium 6 . .	15,40	16	15,20 (5)	16,15 (7)
Harrison-Stadium 12 . .	64	46	61,00 (2)	67,35 (4)

Erklärungen: Als Ausgangszeit wurde der Augenblick der Ablage des Eies ins Wasser genommen. Wie in Abschnitt IV (S. 238) gezeigt wird, beginnt sofort nachher die zweite Reifeteilung. ? = die Weiterentwicklung ist nicht bekannt.

IV. DIE LEISTUNGSFÄHIGKEIT DER METHODE CURRY ZUR ENTKERNUNG VON AXOLOTL-EIERN

Nach der Methode Curry (1931, 1936, S. 697) wird die Dotterhaut des Eies innerhalb der ersten Viertelstunde nach der Befruchtung mit einer feinen Glasnadel über dem Eifleck angestochen. Darauf wird dieser mit einer Mikropipette abgesogen. Statt nur die Haut kann gleichzeitig auch das Plasma selbst leicht angestochen und dann abgesogen werden. Zum Entkernen wurden Eier mit ein bis sechs Spermaeinschlägen gewählt. Diploide Eier haben bei dieser Zahl die grösste Aussicht auf normale Furchung (Fankhauser 1925, S. 508). Trotz dieser Auslese begannen die nach Curry operierten Axolotleier selten richtig zu furchen, von ca. 600 nur 45. Dabei sind diejenigen Eier nicht eingerechnet, die oft mehrere Stunden verspätet nur barocke Furchungsanläufe zeigten und spätestens als grobzellige, morulaartige, zu weitern Versuchen unbrauchbare Keime abstarben.

Bei der zytologischen Untersuchung erwiesen sich von den genannten 45 Keimen 16 als haploid, 16 als diploid und die übrigen zeigten gestörte Chromosomenverhältnisse. Die Ausbeute an haploiden Keimen betrug somit nicht ganz 3%. Für eine erfolgreiche Durchführung weiterer Merogonieversuche ist diese Zahl zu gering. Die Untersuchung der Kernverhältnisse der Eier in der Operationsphase führte zu einer Verbesserung der Methode.

A. Die Kernverhältnisse bei Axolotleiern vor und nach der Eiablage.

Das Axolotlweibchen nimmt bei der Befruchtung einen Spermienvorrat in die Kloake auf. Die Eier, die zur Ablage kommen, haben im Eileiter schon die erste Reifeteilung durchgemacht. Sie enthalten im Moment der Ablage die zweite Reifespindel im Metaphasestadium (Fick 1893, Jenkinson 1905). Sie liegt ganz peripher im kortikalen Plasma in einer Zwischenstellung von radial zu tangential zur Eioberfläche. Bei unbefruchteten abgelegten Eiern geht die zweite Reifeteilung nicht weiter. Wird jedoch das Ei beim Durchlaufen der Kloake befruchtet, so gibt dies den Anstoss zur Vollendung der Reifung. Um den zeitlichen Ablauf dieser Vorgänge

zu bestimmen, wurde eine grössere Zahl Eier sofort nach der Ablage aus der Gallerthülle genommen und im Dotterhäutchen bei 18° C. weitergezogen. Darauf wurden sie in verschiedenen Zeitabschnitten nach der Ablage fixiert und die Schnittserien auf Reifespindeln und Spermaeinschläge untersucht. Die Ergebnisse sind in Abb. 1 halbschematisch dargestellt.

Die Versuche zeigen, dass bei einer Temperatur von 18° C. der Einfluss der Befruchtung nach ca. 40 Minuten zum Ausdruck

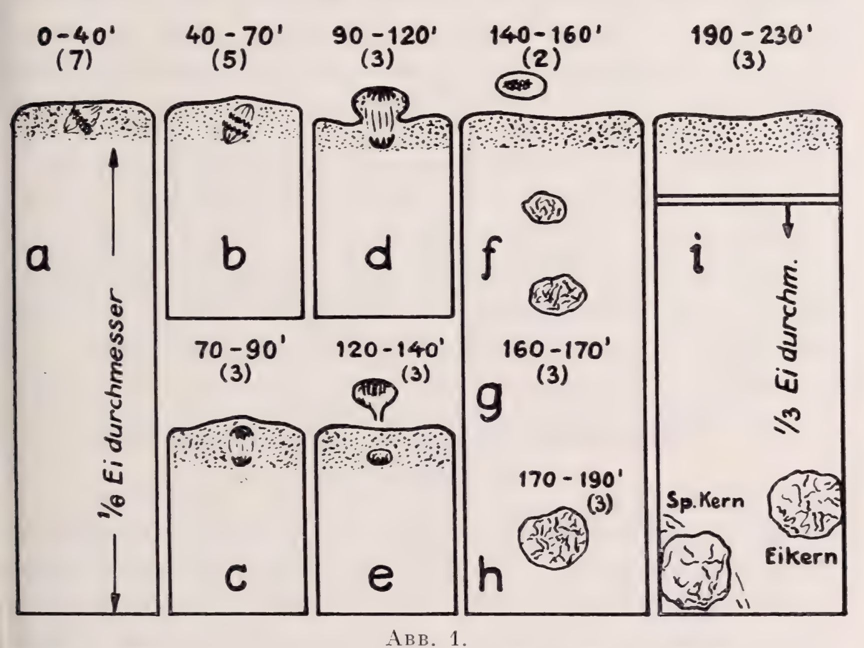


ABB. 1.

Zeitlicher Ablauf der zweiten Reifeteilung im Axolotl-Ei bei 18° C. 0—40' = 0 bis 40 Minuten nach der Eiablage (Befruchtung), usw. Die Zahlen (7 usw.) bedeuten die Zahl der untersuchten Keime. In Abb. *a—e* und in *i* sind Einzelphasen dargestellt, in *f—h* drei Phasen der Eiwanderung zusammengefasst.

kommt: Das stationäre Metaphasestadium der zweiten Reifeteilung (*a*) wird verlassen. Die Tochterchromosomen wandern gegen die Spindelpole (*b*). Nach 70 bis 90 Minuten ist das Telophasestadium erreicht (*c*). Darauf beginnt sich der zweite Richtungskörper abzuschnüren (*d*). Die Abschnürung ist bei 18° C. durchschnittlich 2 Stunden nach der Eiablage vollzogen (*e*). Der Eikern beginnt zugleich das Kortikalplasma zu verlassen und ist in das Stadium

des Ruhekerns übergegangen. Er wandert nun als mütterlicher Vorkern ziemlich schnell gegen das Eiinnere und nimmt an Grösse stark zu (*f*, *g*, *h*). Nach 3½ bis 4 Stunden sind väterlicher und mütterlicher Vorkern einander schon stark genähert (*i*). Nach durchschnittlich 7 Stunden beginnt das Ei die erste Furche zu bilden (Tabelle 2).

Diese Zeiten können in den Einzelfällen etwas variieren. Es sind jedoch keine grösseren Abweichungen in den untersuchten Keimen vorgekommen. Möglicherweise spielt die Zahl der Einschläge eine Rolle. Dies konnte nicht genauer untersucht werden, da für die Versuche vorwiegend Eier mit nur einem Spermaeinschlag ausgewählt wurden. Sehr wahrscheinlich ist auch der Abstand Sperma-Eikern von Bedeutung. Einzelne Fälle zeigen deutlich, dass, wenn der Einschlag nahe dem Eikern liegt, letzterer in der Reifung weiter fortgeschritten ist als bei grosser Sperma-Eikerndistanz.

Die weiteren Versuche zeigten, dass bei Axolotl das Absaugen des Eikerns in den Stadien der Abb. 1 *e*, *f* und *g* mit wesentlich grösserer Sicherheit gelingt, als entsprechend den CURRY'schen Angaben für *Triton*, sofort oder sehr bald nach der Eiablage.

B. **Experimenteller Nachweis der günstigsten zeitlichen Operationsverhältnisse.**

In Tabelle 3 sind die Entkernungen durch Absaugen des Eiflecks in verschiedener Zeit nach der Eiablage zusammengestellt. Sie zeigt, dass ein viel höherer Prozentsatz der operierten Keime sich richtig furcht, und dass von diesen gefurchten Keimen ein viel höherer Prozentsatz gleichmässig haploid ist, wenn das Absaugen erst 2—2¾ Stunden nach der Eiablage erfolgt. Die Eiablage selbst muss durch genaue Beobachtung des laichenden Weibchens zeitlich sichergestellt, und die abgelegten Eier müssen sofort in den Thermostaten von 18° gebracht werden. Die experimentell nachgewiesene günstigste Zeit des Absaugens liegt bei dieser Temperatur zwischen 120 und 170 Minuten nach der Befruchtung [1]. Wie weitere Experi-

[1] Nach *Triton*-Material, das mir Herr Prof. BALTZER zur Verfügung stellte, würde dies bei *Triton* der Zeit zwischen 70 und 130 Minuten nach der Befruchtung entsprechen. Ob dies bei *Triton* tatsächlich eine günstigere Operationszeit ist, müsste noch nachgeprüft werden.

mente von Baltzer zeigten, führen noch spätere Operationszeiten wieder zu Misserfolgen.

Tabelle 3. — *Entkernungen durch Absaugen des Eiflecks in verschiedenen Zeiten.*

Zeit des Absaugens nach der Ablage	Zahl der Keime	davon gefurcht	davon in verschiedenen Stadien fixiert und zytologisch untersucht — Chromosomenzahl		
			diploid	verschieden	haploid
0— 60 Minuten	600	45	16	13	16 = 3%
100—180 „	121	58	1	25	27 = 22%

Der Vorteil der späteren Operationszeit kann in folgenden zwei Punkten zusammengefasst werden:

1. Der Eikern hat das zähflüssige Kortikalplasma verlassen. Das Absaugen dürfte gerade dadurch wesentlich erleichtert werden. Zugleich ist er in das Stadium des Ruhekerns übergegangen, die Spindelfasern der zweiten Reifeteilung sind somit verschwunden. Auch damit mag eine leichtere Entkernung zusammenhängen. Es dürften auch weniger leicht Einzelchromosomen im Ei zurückbleiben.

2. Der Eikern verbleibt bei der späteren Operation längere Zeit im Ei. Damit verlängert sich auch die Möglichkeit seiner Wirkung auf die eingedrungenen Spermakerne. Durch diese längere „Wirkzeit" des Eikernes wird offenbar die Entwicklung eines Hauptspermakernes in vermehrtem Masse ermöglicht (vgl. Fankhauser 1925, S. 568). Damit wird auch der vom Hauptspermakern ausgehende hemmende Einfluss (Fankhauser 1925, S. 567) auf die Nebenspermakerne wirksamer. Diese Deutung wird durch das Furchungsbild nahegelegt.

Wie Tabelle 3 zeigt, und wie neuere Versuche von Baltzer (nach persönlicher Mitteilung) bestätigen, furchte sich bei langer Wirkzeit des Eikerns ein viel grösserer Prozentsatz der operierten Eier normal oder nahezu normal. Es ist somit anzunehmen, dass der Hauptspermakern beziehungsweise das Spermacentrosom eine grössere Fähigkeit sich zu teilen bekommen hat, und dass wohl durch stärkere Hemmung der Nebenspermakerne häufiger eine

normalere Furchung ermöglicht wird. Damit wäre der viel grössere Prozentsatz der erhaltenen haploiden Keime zu erklären. Diese müssen, wie sich aus Abschnitt V (S. 245) ergibt, alle auf normalgefurchte Eier bezogen werden.

Fankhauser hat (1934 *a*, S. 196) bei seinen Schnürungsversuchen an *Triton* die Eier zu verschiedenen Zeiten nach der Befruchtung geschnürt. (Eine Serie zwischen 15 und 41 Minuten nach der Befruchtung bei 24° C., eine andere Serie zwischen 3 und 3½ Stunden nach der Befruchtung.) Er hat bei später Schnürung, also auch bei längerer Wirkzeit des Eikerns, kein besonders häufiges und normales Teilungsvermögen des Hauptspermakernes feststellen können: „The time interval between insemination and constriction has no definite relation to the type of reaction of the sperm nuclei." Dazu ist zu bemerken, dass bei den im Fankhauser'schen Experiment verwendeten Wirkzeiten ein Unterschied kaum zu erwarten gewesen wäre. 15 bis 41 Minuten sind zu kurze, 3½ Stunden zu lange Zeiten. Es müssten Versuche mit der Schnürungszeit von 40 bis 180 Minuten nach der Befruchtung (bei 18°) durchgeführt werden.

Ausser der oben erwähnten Bedeutung des Eikerns für die Bildung eines Hauptspermakernes muss auch an eine direkte Wirkung desselben auf das Plasma gedacht werden. Dies ergibt sich aus den in Abschnitt V (S. 255) beschriebenen kernlosen oder teilweise kernlosen Keimen.

C. **Der Nachweis des abgesogenen Eikernes.**

Es wurde auch versucht das abgesogene Material des Eiflecks einer Prüfung zu unterwerfen. Bei sorgfältigem Absaugen gelingt es ohne Verlust von Material, die feine Pipette auf einem Objektträger zu entleeren. Man muss dabei möglichst wenig Wasser in die Pipette mit aufsaugen. Dann wird dieser „Aufstrich" am einfachsten in einem Thermostaten von ca. 110° mit Hitze fixiert [1]. Zum Färben hat sich die Feulgen'sche Kernfärbung bewährt.

Diese Aufstrichmethode arbeitet leider mit grosser Unsicherheit. In einer Serie von 9 Eiern wurden nicht nur Aufstriche gemacht,

[1] Die Fixation wurde auch mit Osmiumdämpfen und Essigsäuredämpfen kombiniert mit Wärme versucht. Die Ergebnisse waren aber nicht besser als bei blosser Verwendung von Wärme.

sondern auch die operierten Eier sofort nach dem Absaugen fixiert, geschnitten und gefärbt. In fünf Schnittserien war keine Spindel zu finden. Hier waren also die Eier mit Erfolg entkernt worden. Aber nur in zwei zu diesen Schnittserien gehörenden Aufstrichen war die Spindel vorhanden. In den anderen drei Fällen war sie somit beim Pipettieren verloren gegangen. In den restlichen vier Fällen war die Spindel in der Schnittserie enthalten, allerdings manchmal in halbabgerissenen Lappen des Kortikalplasmas. Hier war also, vor allem wenn die Spindel noch normal im Kortikalplasma lag, die Entkernung missglückt.

Das Nachweisverfahren im Aufstrich arbeitete also in vorliegendem Versuch mit rund 25% positivem Erfolg. In zwei andern

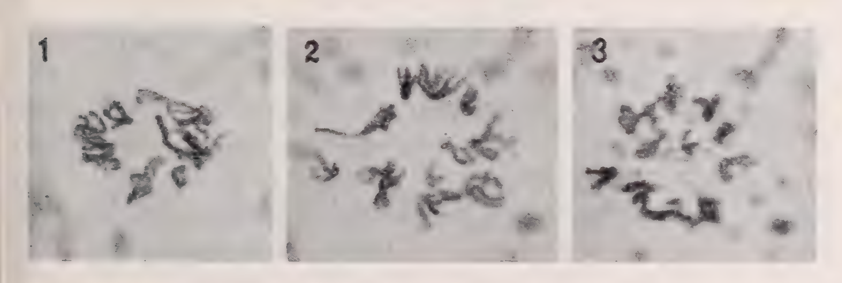


ABB. 2.

„*Aufstriche*“ (1 = 25G B1; 2 = 25G E6; 3 = 5F IV2). Der abgesogene Eikern befindet sich in allen Figuren in Metaphase der zweiten Reifeteilung. Die 14 Chromosomenpaare (haploide Zahl) sind im Begriff auseinander zu weichen. (Nicht retuschierte Photos, Vergr. 570 ×.)

Serien war das Resultat an den Aufstrichen ähnlich. In andern Serien aber versagte es.

Alle diese Versuche wurden an frisch abgelegten Eiern vorgenommen. Es wäre von Interesse, die Methode bei Eiern 2—2¾ Stunden nach der Ablage, wenn die Entkernung wie wir sahen leichter ist, zu wiederholen. Abbildung 2 zeigt drei „Aufstriche“. Der frühen Absaugzeit entsprechend befindet sich der Eikern in Metaphase der zweiten Reifeteilung. Es sind die 14 Chromosomenpaare, die in allen drei Abbildungen gerade im Begriff sind auseinander zu weichen, ungefähr zu ermitteln.

V. DIE ENTWICKLUNG OPERIERTER KEIME

Im ganzen wurden 103 operierte Keime weitergezüchtet und nach der Fixierung auf Schnittserien untersucht. 79 dieser Keime wurden vor oder während der Gastrulation konserviert. Sie bilden die erste Gruppe der nachfolgenden Darstellung. Die restlichen 24 Keime entwickelten sich über die Gastrulation hinaus. Sie sind in der zweiten Gruppe beschrieben.

ERSTE GRUPPE

Als Morulae, Blastulae, Gastrulae oder Exogastrulae fixierte Keime.

Von den auf diesen Stadien fixierten Keimen war ein Teil vollständig normal und gegenüber Normalkeimen in der Entwicklung nicht im Rückstand. Ein anderer Teil kam trotz überfälliger Zeit nicht zur Gastrulation. Nicht selten bildeten sich auch Exogastrulae. Einige stiessen tote Zellen aus, wiesen also schon Spuren der Zersetzung auf und wurden in diesem Zustande fixiert.

Die zytologische Untersuchung ergab, dass von den 79 Keimen dieser Gruppe 11 diploid und 26 haploid waren. Die übrigen 42 Keime wiesen gestörte Kern- und Chromosomenverhältnisse auf. (Es ist dies die in Tabelle 3 erwähnte Mittelgruppe zuzüglich vier weitere Individuen.)

A. **Diploide Keime.**

Die normale diploide Chromosomenzahl bei Axolotl beträgt 28 Elemente. In 11 der operierten Keime fand sich diese Zahl. Sie sind also diploid. Überdies haben alle eine normale, nicht verzögerte Furchung durchlaufen. Offenbar war hier die Entkernung nicht geglückt. Eine nachträgliche Aufregulierung der Chromosomenzahl vom haploiden zum diploiden Bestand vor der ersten Furchung, wie sie Parmenter (1925) bei Froschlarven beschreibt, erscheint hier unwahrscheinlich. Dagegen spricht das Fehlen einer Furchungsverzögerung. Eine Aufregulierung während der Furchung

st noch unwahrscheinlicher, da in diesen normal angefurchten liploiden Keimen niemals regionale Verschiedenheiten in den Chromosomenzahlen auftraten. Eine Diploidität anderer Herkunft wäre auch möglich durch die Verdoppelung eines, oder die Verschmelzung zweier Spermakerne (vgl. FANKHAUSER 1934 *a*, S. 183). Diese beiden Möglichkeiten könnten, wenn eine Aufzucht bis zur Pigmentierung gelingt, an homozygoten Bastarden (S)×W von einer banalen Diploidität wegen missglückter Entfernung des Eikerns unterschieden werden.

B. **Haploide Keime.**

1. ALLGEMEINES.

Gestützt auf Chromosomenzählungen und Kerngrössenmessungen dürfen 26 Keime als rein haploid angenommen werden. Einige schöne haploide Mitosen sind in Abb. 3 zusammengestellt.

Bei allen diesen Keimen begann die Entwicklung mit den typischen zwei meridionalen ersten Furchen. Eine Ausnahme macht ein Keim (S)×W (Prot. SW I 10,3), der sich simultan in drei Zellen furchte und trotzdem als Blastula einen in allen Bereichen uniform haploiden Chromosomenbestand aufwies.

Nach Beobachtungen von SPEMANN (1914), BALTZER (1920), FANKHAUSER (1925, 1934, S. 355), HADORN (1932, S. 504) und andern beginnt bei haploiden *Triton*-Keimen sich das Ei später zu furchen als bei Diploiden. Von den haploiden Axolotleiern furchten 21 verspätet. Die Verzögerung der ersten Furche war verschieden gross. Sie betrug bei 18° C. im Maximum zwei Teilungsschritte, also ca. 3 Stunden. Fünf haploide Keime furchten ohne Verzögerung.

Die histologische Untersuchung ergab bei der Grosszahl der Keime ein durchaus normales Bild. Zell- und Kernmaterial sind gesund. Zwei haploide Keime enthielten jedoch in gewissen Bereichen, vornehmlich im ungefurchten Dottermaterial, abnorme Kernbrocken. Weitere drei, worunter (S)×W (Prot. SW I 10,3) wiesen überdies noch schwache Kernpyknose auf. Diese Kernabnormitäten werden im nächsten Abschnitt genauer beschrieben. Ein weiterer Keim, der als Exogastrula fixiert wurde, erwies sich ebenfalls als haploid. Andere Exogastrulae wurden nicht fixiert, sind infolgedessen in ihrem Chromosomenbestand nicht bekannt.

2. Typisches Beispiel eines haploiden Keimes.
Keim (S) × S 1 [1].

Lebendbeobachtung.

Ein Einschlag sichtbar. Sehr viel Plasma weggesogen. Normale 4 und 16 Zellen, im Vergleich zu Normalkeim kaum verzögert. Wurde als normale Blastula 25 Stunden nach der Eiablage fixiert

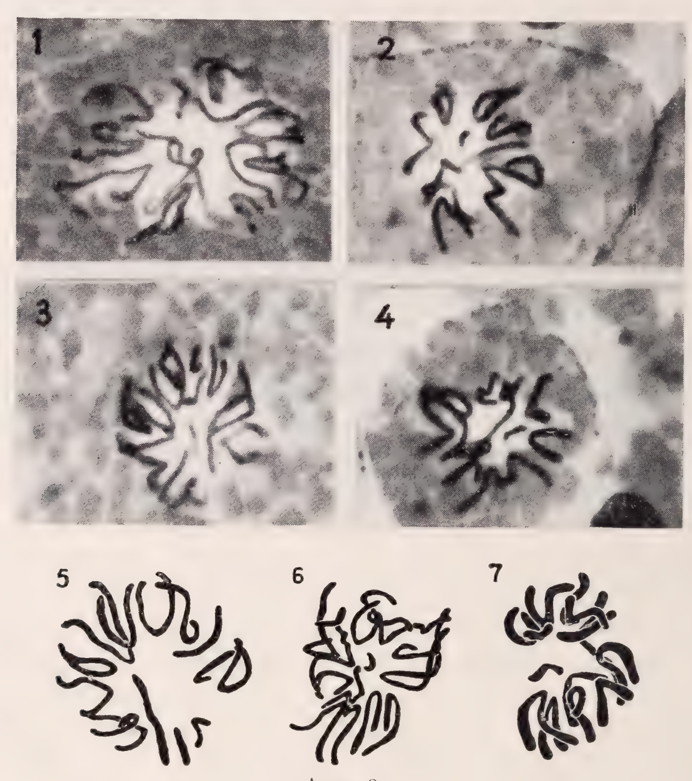


Abb. 3.

Haploide Mitosen. Keime von verschiedenen Altersstufen: 1 = SW3 C4; 2 = SW2 F8; 3 = SW3 G1; 4 = SWV 10,22*a*; 5 = SS 30,12; 6 = 15B A4*a*; 7 = (S) × W7. Nr. 1—4 sind nicht retuschierte Photographien (Vergr. 900 ×). Nr. 5—7 sind mit dem Zeichenapparat ausgezeichnete Mitosen (Vergr. Nr. 5 und 6: 800 ×; Nr. 7: 1600 ×).

---

[1] Zur Vereinfachung wurden die in der Arbeit als Beispiele angeführten Keime mit fortlaufenden Nummern versehen. Es entsprechen ihnen folgende Protokollnummern: (S) × S 1 = SS I *e*2; S × S 2 = 5F V3; S × S 3 = 27PF, 2; S × S 4 = SS 30,6; S × S 5 = SS 30,11; S × S 6 = 5F V4; S × S 7 = SS I 2*d*; S × W 1 = SW I 10,2; S × W 2 = SW 2F, 8; S × W 3 = SW I 10,4; (S) × W 4 = SW I 5,2; (S) × W 5 = SW I 5,1; S × W 6 = SW I 12*b*; (S) × W 7 = SW I 2,3; S × W 8 = SW I A*f*; (S) × W 9 = SW I 10,1; (S) × W 10 = SW V 6,10; S × W 11 = SW V 6,10A; S × W 12 = SW V 6,10B.

Schnittserie.

Normale Blastula mit gut ausgebildetem Blastocoel. Keine Kernpyknose, kein abnormales Kernmaterial. Nur normale Kerne; viele Mitosen. Chromosomenzählungen: 1×13, 6×14, 2×15, 1×17. Grösse der ruhenden Kerne: Quadrat des mittleren Durchmessers = 592. Gleichaltrige diploide Keime haben eine Kerngrösse von 580, sind also ungefähr gleich gross (vgl. nächsten Abschnitt).

3. Vergleich der Kerngrössen bei haploiden und diploiden Keimen.

Zu interessanten Ergebnissen führte ein Vergleich zwischen den Kerngrössen haploider und gleichaltriger diploider Keime. Die dabei gemessenen Kerne gruppieren sich je nach dem Stadium der Interphase in folgende Typen, wobei für den Vergleich vor allem der erste Typ verwendet wurde und ausserdem auf die Bilder von Belar (1928) verwiesen sei.

Erster Typ: Ruhekern während des Überganges in die Prophase mit feinem, ungeordnetem, krümeligem Chromatingerüst (Belar, Abb. 16*a*). Die Streuung in der Kerngrösse innerhalb dieses Stadiums schwankt bis Ende Gastrulation nicht mehr als 20%.

Zweiter Typ: Kern in der Prophase, Kernmembran vorhanden. Lange dünne Chromosomenschleifen ähnlich Belar (Abb. 16*b*). Die Centrosomen der zukünftigen Strahlungen liegen noch beisammen.

Dritter Typ: Kern in später Prophase kurz vor der Auflösung der Kernmembran. Chromosomenschleifen verkürzt. Entspricht Belar (Abb. 213*c*). Centrosomen voneinander entfernt.

Vierter Typ: Kerne kurz nach Abschluss der Telophase. Dichtes Chromatinnetz entsprechend Belar (Abb. 16*g*).

Die folgenden in Abbildung 4 zusammengestellten Messungen wurden an Kernen des ersten Typus durchgeführt. Analoge, jedoch weniger zahlreiche Messungen bei den Kerntypen 2 bis 4 bestätigen das für Typus 1 wiedergegebene Resultat. Es wurden je 15—25 Kerne mit dem Zeichenapparat bei 500facher Vergrösserung gezeichnet, ausgemessen, die Durchmesser-Mittelwerte errechnet und diese quadriert. Die so erhaltenen Flächenmasse sind lediglich Vergleichszahlen. Sie sind in Abbildung 4 auf der Ordinate,

Alter und Entwicklungsstadium auf der Abszisse abgetragen. Sie beziehen sich für das gleiche Entwicklungsstadium jeweilen auf einen entsprechenden Keimbezirk, bei den Blastulae auf die animale Kalotte, bei den Gastrulae auf das Urdarmdach oder die präsumptive Neuralplatte. Bei älteren Stadien müssen die Kernvergleiche für die einzelnen Organe oder Organanlagen gesondert durchgeführt werden, da die Kerne in den verschiedenen Organen verschieden

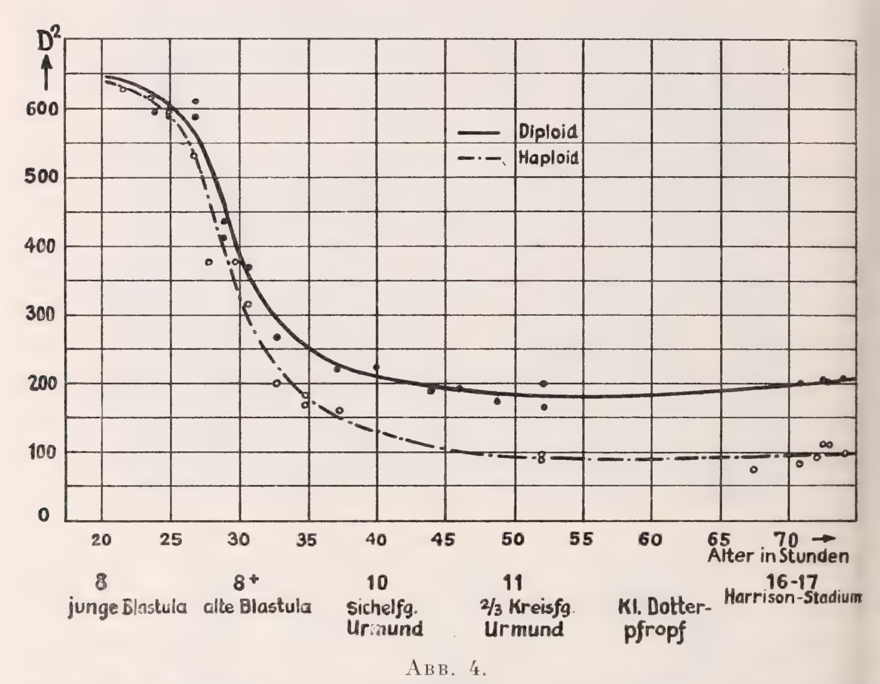


ABB. 4.

Vergleich der Kerngrössen von haploiden und diploiden Keimen. Jeder Punkt bedeutet die durchschnittliche Kerngrösse eines diploiden, jeder Kreis diejenige eines haploiden Keimes. Auf der Ordinate sind die Quadrate der durchschnittlichen Kerndurchmesser (Messtechnik für Kerngrössen vergl. S. ...), auf der Abszisse das Alter in Stunden und das dazugehörende Harrison-Stadium sowie der Entwicklungsgrad angegeben.

gross sind (vgl. zweite Gruppe, S. 259). Die Messtechnik blieb immer die gleiche. Auch dort beziehen sich die angegebenen Kerngrössen immer auf den ersten Typus. Die Abbildung 4 zeigt folgende drei Resultate.

1. Kerne diploider und haploider Keime sind in der Axolotlentwicklung bis zum

Alter der mittleren Blastula gleich gross. Bei 18° hat dieses Stadium ein Alter von ca. 27 Stunden.

2. In der 27 Stunden alten diploiden Blastula beginnt plötzlich eine starke Kerngrössenabnahme. Die Kerngrösse fällt innerhalb 8 Stunden auf etwa ein Achtel des früheren Volumens. Dieses Resultat stimmt genau mit demjenigen SCHÖNMANNS (1938, S. 370) bei *Triton* überein, wo der Kerngrössenabfall in gleichem Masstab erfolgt, entsprechend der rascheren Entwicklung der *Triton*-Keime aber einige Stunden früher beginnt.

3. Bei haploiden Keimen findet eine zeitlich entsprechende Kerngrössenabnahme statt, aber sie ist doppelt so gross wie diejenige der diploiden Keime, sodass sich in der Folge eine Differenz zwischen den Kerngrössen haploider und diploider Keime einstellt. Diese Differenz bleibt nach einigen Stunden der Weiterentwicklung konstant und jetzt sind die Kernoberflächen der diploiden Keime doppelt so gross als diejenigen der Haploiden. Der Satz von BOVERI (1905), nach dem sich die Kernoberflächen direkt proportional den Chromosomenzahlen verhalten, gilt somit bei Axolotl erst nachdem der Keim bei 18° C. ein Alter von ca. 40 Stunden überschritten hat und mit der Invagination beginnt. Es wäre interessant festzustellen, ob sich auch bei *Triton* während dieser Periode starker Kerngrössenabnahme der Unterschied zwischen den Kerngrössen von haploid und diploid einstellt.

C. **Keime mit abnormer Furchung und mit gestörten Kern- und Chromosomenverhältnissen.**

Die Keime der haploiden Gruppe (Abschnitt B, S. 245) sind trotz der Entfernung des Eikerns normale Furcher. Bei ihnen wurde, auch wenn das Ei von mehreren Spermien befruchtet wurde, nur ein Spermium zum Hauptkern, und sein Centrosomen lieferte für die Furchung den normalen Teilungsapparat. Werden jedoch nach der Entkernung mehrere Spermakerne und ihre Centrosomen aktiv, so kommt eine abnorme polysperme Entwicklung zustande. Sie ist in eingehender Analyse für *Triton* von FANKHAUSER beschrieben worden (vgl. insbesondere FANKHAUSER 1934 IV, S. 357 f.)

Bei Axolotl liegen für die Abnormfurcher die Verhältnisse ähnlich. Die Chromosomenzahlen sind in diesen Fällen weder uniform

haploid noch uniform diploid. Meistens liegen sie zwischen der haploiden und diploiden Zahl. Einzelzahlen sind aus den folgenden Beispielen ersichtlich.

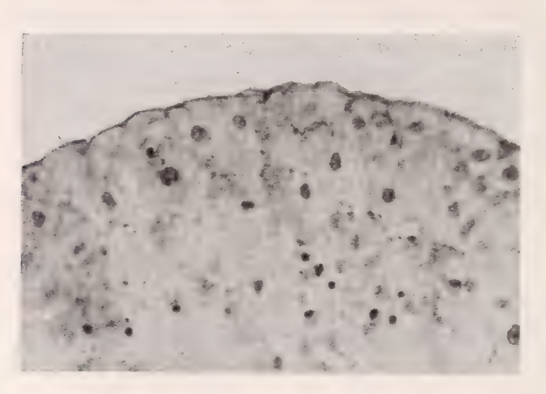


ABB. 5.
Pyknotische Kerne im animalen Bereich einer schlecht entwickelten Blastula (S × S 6). Vergr. 140 ×.

Die histologische Untersuchung zeigt eine grosse Vielgestaltigkeit der Anomalien. Oft sind es solche der Organformbildung, sehr oft solche der Histogenese oder aber endlich Abnormitäten in den Kernverhältnissen. Kernabnormitäten wurden von BOEHRINGER (1938) beim Bastardmerogon *Triton*

ABB. 6.
Abnormer „Riesenkern" mit krümelig verteiltem Chromatin. (Keim SWI 2,4). Vergr. 600 ×.

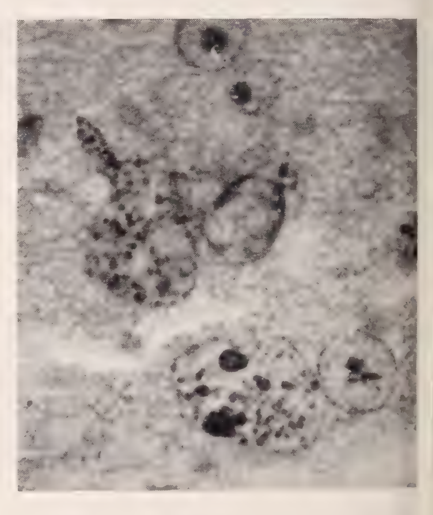


ABB. 7.
Abnormer „Riesenkern" aus grösseren Chromatintropfen bestehend. (Keim SWI 2,4). Vergr. 600 ×.

(♀) × *Salamandra* (♂) eingehend studiert. Neben pyknotischen Kernen (Abb. 5) finden sich auch bei meinen Versuchen ähnliche

Abnormitäten. Besonders häufig sind bei den schlechtesten Keimen dieser Gruppe Riesenkerne, die meist in zwei typischen Formen auftreten, die eine mit fein krümelig verteiltem Chromatin (Abb. 6), die andere mit verschiedenen grossen Chromatintropfen (Abb. 7). FANKHAUSER erwähnt ebenfalls Riesenkerne (1934, Fig. 24, S. 338).

Aus den Keimen dieser Gruppe wurden die gleichartigen Fälle zusammengestellt, und es konnten so im wesentlichen vier verschiedene Klassen unterschieden werden. In der Folge ist jede Klasse kurz beschrieben und ein bis zwei typische Beispiele angeführt.

ERSTE KLASSE: KEIME MIT SUBDIPLOIDER, ABER GLEICHMÄSSIGER CHROMOSOMENZAHL.

Die Kerne dieser Keime sind, wenn diese sich noch in jüngeren Stadien befinden, ziemlich normal. Die älteren Keime dieser Gruppe zeigen bereits stellenweise Kernpyknose. Das Gesamtentwicklungsbild ist aber noch wenig gestört.

Erstes Beispiel: Keim S×S 2.

Lebendbeobachtung.

Das Ei hatte zwei Einschläge, einen im Dotter und einen im pigmentierten Teil. Der Eifleck wurde 30—45 Minuten nach der Eiablage abgesogen. Die Furchung trat schwach verzögert ein. Die erste Furche lag normal, war aber nicht tief; die folgenden waren unregelmässig und wie die erste nur oberflächlich eingeschnitten. Der Keim wurde als überfällige Blastula im Alter von 60 Stunden fixiert. Er sollte wie die Vergleichskeime schon gastruliert haben.

Schnittserie.

Der Keim ist eine gut ausgebildete Blastula mit grosser Blastulahöhle. Chromosomenzählung: 3×16 und 2×17 Elemente. Die meisten Kerne sind gesund. Einzelne weisen abnorme Chromatinverdichtungen auf, ähnlich BOEHRINGER 1938 (Abb. 3, S. 386). Auch sind Zellen mit pyknotischen Kernen im animalen Bereich und besonders im Blastocoel vorhanden.

Zweites Beispiel: Keim S×W 1.

Lebendbeobachtung.

Das Ei hatte zwei Spermaeinschläge, beide ausserhalb des Eiflecks. Dieser wurde 35 Minuten nach der Eiablage abgesogen. Die ersten Furchen wurden nicht beobachtet. Das 16-Zellenstadium wurde verzögert erreicht. Nach 23 Stunden war der Keim eine animal und vegetativ gut durchgefurchte junge Blastula. Er wurde im Alter von 72 Stunden als Gastrula mit schwach sichelförmigem Urmund fixiert. Vor der Fixation waren bereits zahlreiche Zellen ausgetreten.

Schnittserie.

Es hat sich ein ziemlich tiefer Urdarm entwickelt. Das Urdarmlumen ist gut ausgebildet. Das Urdarmdach ist unregelmässig geformt und anormal dick (Abb. 8). Chromosomenzahlen aus verschiedenen Keimbereichen: 1×20, 3×21. Das Entoderm enthält pyknotische Kerne, die übrigen Keimbereiche sind gesundkernig. In den in Abbildung 8 mit *x* bezeichneten Bereichen beginnen sich degenerierte Zellen abzukugeln. Es sind wohl die Stellen, aus denen schon vor der Fixation Zellen ausgestossen wurden.

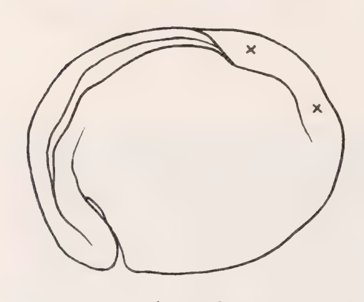


ABB. 8.
Keim S×W 1 (gleichmässig subdiploid). Gastrula mit ziemlich tiefem Urmund. An den mit × bezeichneten Stellen beginnen sich degenerierte Zellen abzukugeln. Vergr. 23 ×.

Kerngrössen der beiden Keime.

Bei Keim S×S 2, der im Alter von 60 Stunden fixiert wurde, beträgt die Kerngrösse 116, bei gleichaltrigen rein diploiden und rein haploiden Keimen dagegen 180, beziehungsweise 90.

Bei Keim S×W 1, im Alter von 72 Stunden fixiert, sind die entsprechenden Zahlen 128, 200 und 100. Die Werte für rein haploid und rein diploid sind der Abbildung 4 entnommen.

Der Kerngrössenvergleich bietet jedoch gewisse Schwierigkeiten, da die beiden subdiploiden Keime ihre Weiterentwicklung schon vor der Fixierung eingestellt hatten. Der 60-stündige Keim

S×S 2 war als alte Blastula, der 72-stündige S×W 1 als junge Gastrula stehen geblieben, was einem Entwicklungs a l t e r von 30 Stunden (S×S 2) und 40 Stunden (S×W 1) entspricht.

Es gehen also Entwicklungs a l t e r und Entwicklungs-s t a d i u m auseinander, und zudem müssen die in beiden Fällen verschiedenen subdiploiden Chromosomenzahlen berücksichtigt werden. Geht man von diesen aus und errechnet man auf Grund der Abbildung 4 die zu den betreffenden Entwicklungs s t a d i e n gehörenden Kerngrössen, so ergibt sich für Keim S×S 1 (16 Chromosomen, Stadium der alten Blastula) als „theoretische“ Zahl eine Kerngrösse von 360, für S×S 1 (21 Chromosomen, junge Gastrula) eine solche von 165. Errechnet man aber von den gleichen Chromosomenzahlen aus die Kerngrössen für die Entwicklungs a l t e r, so ergeben sich die theoretischen Werte von 108 (S×S 1, 16 Chromosomen, 60 Stunden) und 150 (S×W 1, 21 Chromosomen, 72 Stunden).

Die g e m e s s e n e n Werte von 116 und 128 entsprechen viel eher den letzteren Grössen. Es ist somit wahrscheinlich (was allerdings an ausgedehnterem Versuchsmaterial nachzuprüfen wäre), dass die Kerngrössenabnahme und damit wohl auch die Kernteilungen trotz dem Entwicklungsstillstand der subdiploiden Keime in einem gewissen Grade weiterlaufen. Im übrigen wäre dies eine Erscheinung, die wir später auch bei zahlreichen Organen der älteren haploiden Keime antreffen werden.

Zweite Klasse: Keime mit subdiploider, ungleichmässiger Chromosomenzahl.

Die Chromosomenzahl schwankt zwischen diploid und haploid. Die Kerne sind sehr verschieden gross. Ihre Grösse kann über die Grenze diploider Kerne wesentlich hinaus gehen. Ein Keim (Beispiel 2) zeigt deutlich eine grosskernige annähernd diploide und eine kleinkernige annähernd haploide Region. Das histologische Bild dieser Keime ist schlechter als das der ersten Klasse. Vereinzelt treten abnorme und pyknotische Kerne auf. Keiner dieser Keime hat richtig gastruliert. Fankhauser (1934 *c*, Fig. 3—10) beschreibt ähnliche Fälle auch bei *Triton*.

Erstes Beispiel: Keim S×S 3.

Lebendbeobachtung.

Das Ei wies nur einen Spermaeinschlag auf. Der Eifleck wurde 30 Minuten nach der Befruchtung abgesogen. Acht Stunden später war das Ei noch nicht gefurcht. Die Furchung ist somit verzögert. Später tief gefurchte Morula mit ungleichgrossen Zellen. Auf Harrison-Stadium 8 treten bereits tote Zellen aus. Der Keim wird unregelmässig höckerig und bildet eine Exogastrula. Fixation nach 74 Stunden.

Schnittserie.

Drei Chromosomenzählungen: 26, 18 und 16. Die Kerngrösse ist in verschiedenen Regionen des Keimes sehr verschieden: sie variiert von 64 bis 480! Gleichaltrige diploide Keime haben eine Kerngrösse von ca. 200, gleichaltrige Haploide eine solche von ca. 100. Verschiedene abnorme Kerne und pyknotisches Kernmaterial ist vorhanden. Viele Zellen sind anormal stark pigmentiert.

Zweites Beispiel: Keim S×W 2.

Lebendbeobachtung.

Das Ei hatte zwei Einschläge, beide im vegetativen Bereich. Der Eifleck wurde 45 Minuten nach der Befruchtung abgesogen. Die Furchung begann um ca. 2½ Stunden verzögert. Die ersten Zellen waren verschieden gross. Nach 23 Stunden gut entwickelte junge Blastula. Nach 52 Stunden fixiert. Es war ein deutlich sichelförmiger Urmund zu sehen.

Schnittserie.

Blastula mit normalem Blastocoel, deutlichem Urmund, jedoch ohne Invagination. Chromosomenzahlen: im animalen Bereich 1×13, 2×14, 2×15 Chromosomen; in der Randzone und in der vegetativen Hälfte 29, 28 und ca. 24 Elemente. Entsprechend ist auch die animale Kalotte kleinkernig ($D^2 = 100$), die vegetative Kalotte grosskernig (203). Gleichaltrige diploide Keime haben eine Kerngrösse von ca. 185, gleichaltrige Haploide von ca. 95. Die Kerne sind grösstenteils gesund, nur im Dottermaterial finden sich

zackige Kerne mit Chromatinverdichtungen, ähnlich wie bei Boehringer 1938 (Abb. 1 und 3).

Dritte Klasse: Keime, die sich ganz oder teilweise ohne Kernmaterial entwickelten.

Mehrere dieser Keime haben Teilbereiche mit kernlosen Zellen. Ein Keim, Beispiel 3, besitzt überhaupt kein Kernmaterial und hat sich trotzdem zu einer guten Blastula entwickelt.

Erstes Beispiel: Keim S×W 3.

Lebendbeobachtung.

Das Ei hatte zwei Spermaeinschläge, davon einer nahe am Eifleck. Dieser wurde 45 Minuten nach der Befruchtung mit viel Plasma herausgesogen und mit ihm vermutlich auch das dem Eikern naheliegende Spermium. Der Anfang der Furchung wurde nicht beobachtet. Später waren die Zellen deutlich grösser als diejenigen des normalen Vergleichskeimes. Er wurde im Alter von 41 Stunden als Blastula fixiert. Ein Urmund war nicht zu sehen.

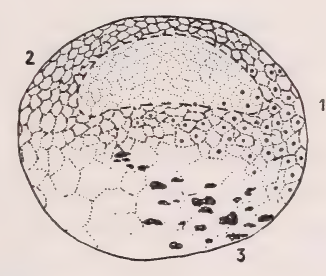


Abb. 9.

Rekonstruktion des Keimes S×W 3. Er enthält einen kleinen normalkernigen (1) und einen grossen kernlosen Teil (2), ausserdem im vegetativen Bereich abnorme Chromatinbrocken (3). Vergr. 22 ×.

Schnittserie.

Die Zellen sind im animalen Bereich alle ziemlich gleich gross und gleichmässig verteilt. Im vegetativen Bereich ist die Furchung viel gröber geblieben. Wie die Rekonstruktion des Keimes Abb. 9 zeigt, besitzen nur ca. ein Drittel der Zellen Kerne. Hier sind auch einige Mitosen zu finden mit den Chromosomenzahlen 15, 15 und 18. Die Zellen im übrigen Teil des Keimes haben weder Kerne noch Centrosomen noch Spindeln. Abnorme Kernbrocken sind auf der vegetativen Hälfte im kernhaltigen Drittel des Keimes zu finden. Sie erreichen eine beträchtliche Grösse und sind ähnlich Abb. 6.

Zweites Beispiel: Keim S×S 4.

Ein Spermaeinschlag. Der Eifleck wurde 2 Stunden nach der Befruchtung abgesogen. Die Furchung liefert mit unregelmässiger Zerklüftung und Verzögerung von ca. 6 Stunden zwei Hauptzellen. Der Keim wurde im Alter von 73 Stunden fixiert. Er hat sich zu einer Blastula mit undeutlichem Gastrulationsbeginn entwickelt. Gleichaltrige nicht operierte Keime sind in diesem Alter junge Neurulen. Ungefähr ein Drittel des Keimes ist kernlos. Die übrigen zwei Drittel weisen neben normalen viele abnorme und pyknotische Kerne auf.

Drittes Beispiel: Keim S×S 5.

Lebendbeobachtung.

Ein Einschlag im vegetativen Bereich. Der Eifleck wurde 2 Stunden 10 Minuten nach der Befruchtung abgesogen. Die erste Furche war normal. Sie trat um ca. eine Stunde verzögert ein. Die zweite war eine leichte Einkerbung, von der ersten Furche ausgehend nur nach einer Seite hin. Später schöne Morula. Nach 73 Stunden wurde der Keim als gut entwickelte Blastula fixiert. Gleichaltrige Vergleichskeime haben bereits gastruliert.

Schnittserie.

Der Keim besitzt ein gut ausgebildetes Blastocoel (Abb. 10 *a*). Die Zellen sind auf animaler Seite alle ziemlich gleich gross und regelmässig angeordnet. Das gleiche gilt für die vegetative Hälfte, die wie bei Normalkeimen grössere Zellen aufweist. Der ganze Keim ist ohne Kernmaterial. Abbildung 10 *a* zeigt einen der kernlosen Schnitte dieses Keimes (die dunklen Stellen in der Abbildung sind Pigmentanhäufungen). Abbildung 10 *b* gibt einen vergrösserten Ausschnitt davon wieder.

Centrosomen und Spindeln fehlen. Dagegen sind einzelne Strahlungen in verschiedenen Zellen zu finden.

Diskussion zu den Keimen der dritten Klasse.

Fankhauser (1934, S. 376) hat ähnliche Fälle von Keimen mit kernlosen Zellregionen beschrieben. In den einen Fällen seiner Arbeit waren in den kernlosen Arealen überzählige Strahlungen aus-

gebildet, die sich teilten und Furchungen hervorriefen. Andererseits beschreibt er auch Fälle, bei denen Furchungen des Zytoplasmas ohne Beteiligung von Strahlungen erfolgten (*l. c.*, S. 380, 383, Fig. 24). Alle Fankhauser'schen Keime mit kernlosen Arealen gingen aus Eifragmenten mit Spermakern, aber ohne Eikern hervor, die durch Schnürung gewonnen wurden.

Die von mir beschriebenen Keime entstunden aus ganzen Eiern, die mindestens von einem Sperma befruchtet waren; denn es wurden nur Eier mit Einschlägen verwendet. Wahrscheinlich wurde durch die Operation der Eikern abgesogen oder disloziert, da keine normale Entwicklung folgte. Im dritten Beispiel, mit total kernloser Entwicklung, ist möglicherweise der Spermakern auch abgesogen worden. Wahrscheinlich ist dies zwar nicht, viel eher dürfte er degeneriert sein, denn um abgesogen zu werden

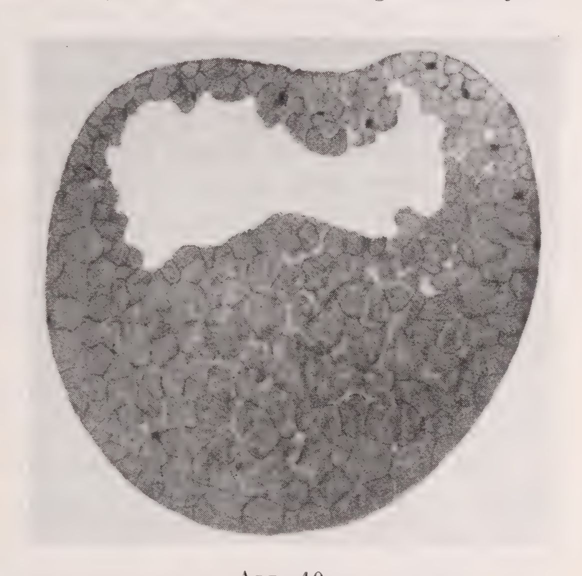


Abb. 10 *a*.
Keim ohne jegliches Kernmaterial (S×S 5). Blastula mit gut ausgebildetem Blastocoel. Die dunkeln Punkte sind Pigmentanhäufungen. Vergr. 45 ×.

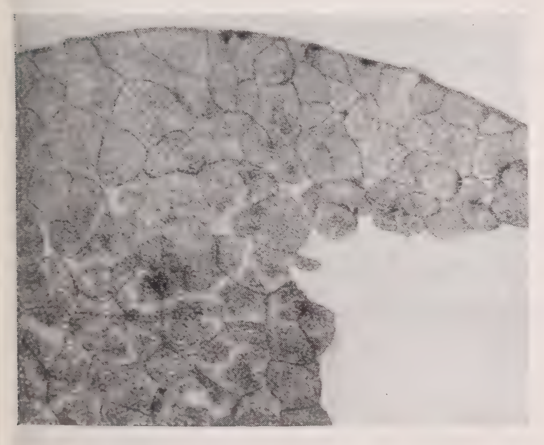


Abb. 10 *b*.
Ausschnitt des kernlosen Keimes der Abb. 10 *a*. Vergr. 90 ×.

befand sich der einzig vorhandene Spermaeinschlag zu weit von der Absaugstelle weg.

Es ist fraglich, wie weit in diesem interessantesten Beispiel Strahlungen eine Rolle bei den Furchungsvorgängen spielten. Sie sind nur in einzelnen Zellen zu finden. Es muss somit eine weitgehende rein plasmatische Teilung angenommen werden. Auffallend ist, dass bei spät operierten Eiern Teilungen ohne Kernmaterial häufiger auftreten als bei früh operierten Keimen (ein Fall auf ca. 600 bei Frühoperationen, drei Fälle auf 121 bei Spätoperationen). Offenbar wirkt sich, wie schon auf Seite 242 vermerkt wurde, eine relativ lange Wirkzeit von Eikern und Hauptspermakern auch für eine Furchung ohne Kernmaterial günstig aus.

Vierte Klasse: Keime mit starken Kernabnormalitäten.

In diese Gruppe gehören eine Anzahl Keime, die verschiedenartige Abnormalitäten aufweisen. Sie bilden also nicht eine einheitliche Klasse. Sie zeigen wie vielgestaltig bei Axolotl wie bei *Triton* die Veränderungen sein können, die durch den Entkernungsversuch hervorgerufen werden.

Alle diese Keime entwickelten sich schlecht. Die meisten wiesen schon nach kurzer Zeit Zeichen der Zersetzung auf. Sie kamen nie zur Gastrulation. Allen gemeinsam sind die häufig auftretenden Kernabnormitäten. Charakteristisch sind auch hier die Riesenkerne, die meist in den in Abbildungen 6 und 7 dargestellten zwei Formen auftreten. Möglicherweise handelt es sich dabei um ähnliche Kerne, die jedoch in verschiedenen Degenerationsstadien stehen. Oft sind die Mitosen knäuelig und ein Bestimmen der Chromosomenzahl ist unmöglich. Vereinzelt finden sich auch dichte „Chromosomennester". Dies sind ungeordnete Chromosomenhaufen, deren Chromosomenzahl oft das drei- bis vierfache einer diploiden Mitose beträgt.

Beispiel: Keim S×S 6.

Lebendbeobachtung.

An der Grenze der pigmentierten Eikalotte liegen drei Spermaeinschläge nahe beisammen. Nach 10 Stunden 50 Minuten, also um ca. 4 Stunden verzögert, erste Furche. Sie ist nur schwach entwickelt und nach der einen Seite hin gegabelt. Die zweite Furche

beginnt seitlich ohne Zusammenhang mit der ersten. Auf Harrison-Stadium 7 ist unsicher ob der vegetative Bereich auch durchgefurcht wurde. Der Keim war mit 58 Stunden noch eine Blastula (Harrison 8). Pigmentlose Zellen traten höckerig hervor. Der Keim wird aus der Dotterhaut genommen. Das im Blastocoel befindliche Material quillt dabei heraus. Dann wird der Keim fixiert. Alter: 58 Stunden.

Schnittserie.

Schlechte Blastula mit kaum erkennbarer Höhle. Die normalstrukturierten Kerne sind verschieden gross. Ausser den normalen enthält der Keim besonders im ungefurchten vegetativen Bereich viele abnorme „Riesenkerne“ ähnlich Abbildungen 6 und 7. Auch pyknotische Kerne sind vorhanden (Abb. 5), ferner knäuelige und kaum auszählbare Mitosen. Eine Zählung ergab 18 Chromosomen.

ZWEITE GRUPPE

Operierte Keime, die sich über die Gastrulation hinaus entwickelt haben.

Schon geringe Störungen können bei Axolotl an sonst normalen Keimen zu Gastrulationsschwierigkeiten führen. Wie früher erwähnt wurde und wie Holtfreter (1931) beschrieben hat, kann schon das Entfernen der Gallerthülle, besonders allerdings wenn auch noch die dünne Dotterhaut fehlt, zu Exogastrulen führen. Wahrscheinlich macht der bei Axolotl grosse Dotterreichtum die Gastrulationsbewegungen besonders empfindlich.

Es ist darnach verständlich, dass operierte nur in der Dotterhaut befindliche Keime, wenn noch Haploidität oder ein gestörter Chromosomenbestand dazukommt, nur selten vollständig gastrulieren und sich normal weiter entwickeln. 24 der operierten Keime entwickelten sich über die Gastrulation hinaus. In 18 dieser Keime waren die ersten Furchungen beobachtet worden. Alle hatten sich normal oder fast normal gefurcht. Von diesen 24 Keimen erwiesen sich 17 als haploid und 7 als diploid (10 der haploiden Keime gingen aus den Versuchsserien von Baltzer, 7 aus denjenigen des Verfassers hervor). Keime mit gestörten Chromosomenverhältnissen, wie sie in der ersten Gruppe beschrieben wurden, fehlen hier. Dies

bestätigt für Axolotl die Feststellung FANKHAUSERS (1934 *a—c* und 1937) an *Triton*, wonach nur Embryonen mit einem oder mehreren vollständigen Chromosomensätzen sich über die Gastrulation hinaus entwickeln können.

Die diploiden Keime brauchen wir nicht zu besprechen. Bei ihnen ist wohl wie bei den diploiden jüngeren Keimen die Operation misslungen. Von besonderem Interesse dagegen sind die haploiden Keime. Im folgenden sollen einige dieser Keime von verschiedenem Alter ausführlich beschrieben werden. Anschliessend lässt sich ein allgemeines Entwicklungsbild für merogonische Axolotlkeime geben, und es können die Entwicklungsmöglichkeiten diskutiert werden.

A. **Beispiele merogonischer Entwicklung bei Axolotl.**

ERSTES BEISPIEL: Keim (S)×W 4 (Exp. BALTZER 1940).

Entwicklung bis zum Harrison-Stadium 20 (junger Embryo, Gläsner-Stadium 18).

a) *Lebendbeobachtung.*

7. XII, 16.25 Uhr befruchtet. 16.55 sehr viel Plasma herausgesogen. Ein Spermaeinschlag sichtbar, ziemlich weit vom Eifleck entfernt. 8.XII, 0.30 normal zweizellig. 1.45 nicht ganz normal vierzellig. 12.30 normal weiter gefurcht. 9.XII, 11.30 Harrison 10, Urmund schmale Querspalte. 10.XII, 18.00 Harrison 11, grosser Dotterpfropf. 11.XII, 8.30 Neurula wie Harrison 16, jedoch Wülste im Rumpf stärker genähert. 18.00 Embryo wie Harrison 19, aber noch mit Dotterpfropf. 12.XII, 9.00 Embryo Harrison 20. Kopf sehr schlecht entwickelt. Dotterpfropf noch sichtbar. Äusserlich noch keine Augenblasen zu sehen. Neuralrohr breit und niedrig, die Wülste scheinen ohne Bildung einer tiefen Rinne zusammengerückt zu sein. Fixiert Zenker.

Ein nicht operierter Keim (S×S 7) aus einer Parallelserie des Merogons dient als Vergleichskeim. Äusserlich sind die Augenblasen noch kaum zu erkennen. Er wurde im Alter von 90 Stunden fixiert und ist somit 23 Stunden jünger als der Merogon.

b) *Übersicht über den Bau des Keimes.*

Beide Keime wurden in Querschnitte zerlegt und mit Hilfe dieser Schnittserien rekonstruiert. Abbildung 11 gibt die Verhältnisse beim Normalkeim, Abbildung 12 diejenigen beim Merogon

wieder. Der Merogon zeigt einen unternormal entwickelten Kopfabschnitt. Der vor der Chorda gelegene Hirnbereich (d. h. Vorder-

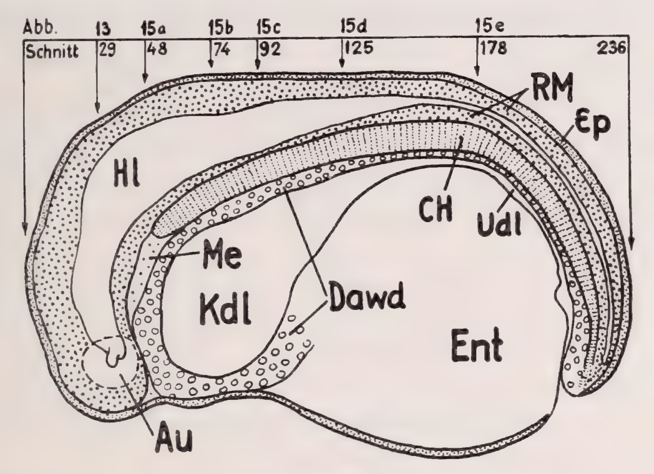


Abb. 11.

Rekonstruktion des diploiden Kontrollkeimes (S × S 7). Au = Augenblase, CH = Chorda, Dawd = Darmwand, Ent = Entoderm, Ep = Epidermis, Hl = Hirnlumen, Kdl = Kopfdarmlumen, Me = Mesoderm, RM = Rückenmark, Udl = Urdarmlumen. Die Myotome sind in der Rekonstruktion nicht eingezeichnet. Die Pfeile geben die Schnittlagen der Abbildungen an. Vergr. 46 ×.

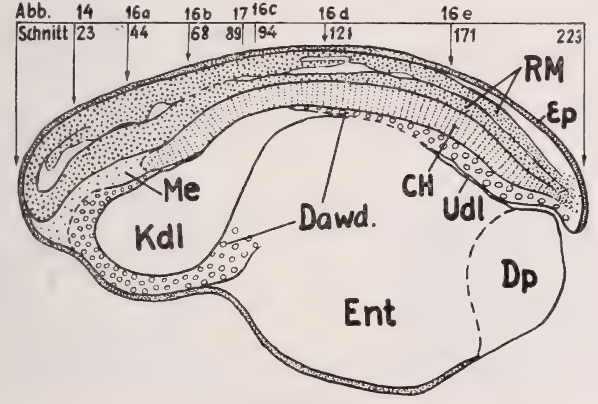


Abb. 12.

Rekonstruktion des Merogons (S) × W 4. Dp = Dotterpfropf. Darstellungsart und übrige Bezeichnungen wie Abb. 11. Vergr. 46 ×.

hirn, Zwischenhirn, Mittelhirn) ist gegenüber dem Normalkeim gut um einen Drittel, der Nachhirnbereich um ungefähr einen Viertel

verkürzt. Auch die Rumpfregion ist kürzer und zwar vor allem wohl auf Kosten der Schwanzknospe. Überdies ist der ganze merogonische Kopfabschnitt niedrig, dafür übertrifft er den Kontrollkeim in der Breiten-Ausdehnung, was deutlich aus den Querschnitten der Abbildungen 15 und 16 hervorgeht.

Der Merogon hat wie die Kontrolle in der Kopfregion einen typischen weitlumigen Kopfdarm (Kd) entwickelt. Im Rumpf dagegen ist das Darmlumen (Udl) nur stellenweise als kleiner, im Querschnitt rundlicher Hohlraum in der kompakten Entodermmasse festzustellen.

Die Chorda (CH) beginnt über dem zweiten Drittel des Kopfdarmes (Schnitt 53). Sie ist in normaler Längenausdehnung vorhanden und wie im Kontrollkeim kaum vakuolisiert. Der vor der Chorda liegende Abschnitt enthält über der Kopfdarmwand ein lockeres nicht weiter differenziertes Mesoderm (Me), das den entsprechenden Hirnabschnitt unterlagert.

Der noch vorhandene Dotterpfropf (Dp) weist auf eine schlechte Gastrulation und eine gehemmte Schwanzknospenbildung hin. Infolge der unvollkommenen Invagination ist wohl auch das Schwanzende des Merogons weniger stark nach der Ventralseite gebogen. Das merogonische Neuralrohr weist nur ein unregelmässiges, öfters unterbrochenes Lumen auf. Im Kontrollkeim lassen sich die ersten Anlagen der Augenbecher (Au) als schwache Ausbuchtungen erkennen, beim Merogon dagegen sind keine sicheren Augenanlagen festzustellen.

Die meisten Organe sind im Abschnitt d) genauer beschrieben.

c) *Merogonienachweis.*

Chromosomenzählungen: 2 × 14, 2 × 15 und 1 × 16 Elemente.

Kerngrössen: Die Kerngrössen verschiedener Organe sind in Tabelle 4 zusammengestellt. Die Kernoberflächen des merogonischen Rückenmarkes und der Chorda sind ungefähr doppelt so gross wie diejenigen beim Kontrollkeim. Bei der Epidermis verhalten sich die Kernvolumina ungefähr wie 1 : 2.

Nach diesen Chromosomenzahlen und Kerngrössen kann der Keim als haploid betrachtet werden.

TABELLE 4. — *Kerngrössen des Merogons* (S) × W 4 *und des diploiden Kontrollkeimes* S × S 7.

Organ	Keim	Kerngrösse		
		d	d^2	d^3
Rückenmark	haploid diploid	8,4 11,8	*70.5* *139*	592 1640
Chorda	haploid diploid	9.1 12.3	*82.8* *151*	753 1860
Epidermis	haploid diploid	8.9 11	79.2 121	*703* *1331*

d) *Beschreibung der einzelnen Organe.*

Die Epidermis.

Die Epidermis des Normalkeimes ist in der Kopfregion etwas dicker als im Rumpfbereich, bildet aber überall ein gleichmässiges, meist zweischichtiges Epithel, dessen äussere Schicht

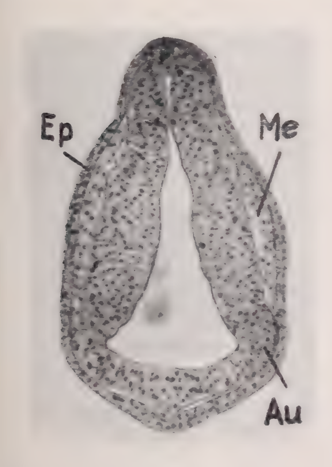


ABB. 13.

Normalkeim (S × S 7). Schnitt durch die Kopfregion; wie aus Abb. 11 hervorgeht nahezu ein Längsschnitt der die Augenregion (Au) einschliesst. Ep = Epidermis, Me = Mesoderm. Vergr. 46 ×.

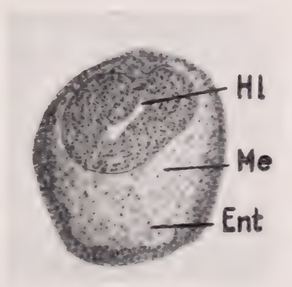


ABB. 14.

Merogon (S) × W 4. Schnitt durch den Kopf auf Augenhöhe; Die Augenblasen sind nicht abgegrenzt. Mesoderm (Me), und Entoderm (Ent) bilden ein dichtes Gewebe. Hl = Hirnlumen. Vergr. 46 ×.

meist etwas flacher ist als die innere. Man vergleiche hiefür Abbildung 13 (Ep). Die Zellen beider Schichten sind aber noch von kubischer Form, nur ventral in der Rumpfregion sind sie schwach abgeflacht.

Die Epidermis des Merogons ist wie diejenige des Kontrollkeimes von den umgebenden Geweben deutlich abgegrenzt und ebenfalls meist zweischichtig. Dagegen ist im Gegensatz zum Kontrollkeim die äussere Schicht oft dicker als die innere (Abb. 16 *d* und *e*). Anordnung und Form der Zellen entsprechen denjenigen des Vergleichskeimes. Die Abflachung der Zellen beider Schichten ist in gewissen Bereichen auf der Ventralseite sogar etwas ausgeprägter.

Die Zellen- beziehungsweise Kernzahl ist in gleich grossen Bereichen der Merogonepidermis gut doppelt so gross wie in der Kontrolle. Man vergleiche hiefür Abbildungen 15 und 16. Viele Mitosen sprechen für eine ungehemmte Kernteilung bis zum Momente der Fixierung. Pyknotische Kerne sind sehr selten.

Die Epidermis des Merogons erscheint somit durchaus als normal.

Das Neuralrohr.

Schnitte durch die Hirnregion. — Das Hirn des Kontrollkeimes bildet ein Rohr mit etwas verdickten Seitenwänden und relativ engem Lumen, das, wie Abbildung 13 zeigt, in der Augenblasenregion (Au) nach den Seiten ausgebuchtet ist. Die Wandung besteht aus mehreren Schichten länglicher, ziemlich deutlich radiär gestellter Zellen. Nach hinten (in der späteren Nachhirnregion: Abb. 15 *b* und 15 *c*) ist der Querschnitt hochoval, das Lumen senkrecht und eng spaltförmig. Die Seitenwände sind verdickt.

Der merogonische Hirnbereich ist anormal. Der ganze Hirnabschnitt ist, wie schon bemerkt wurde, erheblich verkürzt, hat rundlichen Querschnitt, dicke Wandung, die aus kaum radiär geordneten und auch weniger spindelförmigen Zellen besteht. Er enthält ein enges, quergestelltes, unregelmässig spaltförmiges Lumen. Der in Abbildung 14 wiedergegebene Schnitt mit quergestelltem breitem Lumen (Hl) dürfte die Augenregion bezeichnen. Jedoch sind Augenblasen nicht abgegrenzt. Wie ein Vergleich der Abbildungen 13 und 14 zeigt, ist hier das merogonische Hirngewebe,

auf gleiche Flächeneinheiten ausgezählt, zellenreicher als der Querschnitt des Normalkeimes (ca. 100 gegenüber 42 Kerne). Wucherungen des Hirngewebes, wie wir sie in Beispielen älterer Keime finden werden, sind noch nicht vorhanden.

Abbildungen 15 (Normalkeim) und 16 (Merogon) zeigen eine Anzahl Querschnitte durch den hinteren Kopf- und Rumpfbereich. Aus ihnen ergibt sich der allgemeine Bau des Neuralrohres. Die Lage der Schnitte ist in den Rekonstruktionen Abb. 11 und 12 angegeben.

Abbildung 16 *a* stellt einen Hirnabschnitt dicht vor dem Chordavorderende dar. Sein Neuralgewebe ist zwar sehr zellenreich (350 Kerne im Merogon gegen 215 im Normalkeim), hat aber kein richtiges Rohr gebildet. Vielmehr ist es in der Rinnenbildung stecken geblieben, wurde jedoch von der Epidermis völlig überwachsen.

Der folgende Abschnitt (Abb. 16 *b*), zum späteren Nachhirn gehörig, von der Chorda unterlagert, behält ähnliche stark verengte und breite Rinnenform. Der Querschnitt enthält ohne Neuralleistenzellen ungefähr 300 Kerne gegen 110 im Kontrollkeim (Abb. 15 *b*).

In Abbildungen 16 *c* und 17 sind zwei Schnitte aus der hintersten Kopfregion wiedergegeben. Die Neuralrinne ist hier tiefer, aber nicht völlig geschlossen und zudem asymmetrisch. Die rechte Hälfte (in der Abb. links) ist lappenartig verbreitert und hat sich dem Rohrumriss nicht eingeordnet. Es ist zu bemerken, dass gerade auf dieser Seite, im Gegensatz zu links, auch das mesodermale Ursegment kaum entwickelt ist. Die dorsale Rinnenöffnung ist mit Zellen verschlossen, die wohl als Neuralleistenzellen angesprochen werden dürfen. Die Zellenzahl des merogonischen Neuralschnittes ist hier gleich dem des Normalkeimes, in beiden sind ca. 140 Kerne vorhanden.

Schnitte durch das Rückenmark. — Abbildung 16 *d* zeigt einen Schnitt durch den vordersten Bereich des Rückenmarks. Auch hier ist der Schluss der Neuralrinne zum Rohr nur unvollkommen und streckenweise zustande gekommen. Das Lumen ist zuweilen einheitlich querspaltförmig und geschlossen, meistens aber unregelmässig und nach aussen offen. Im Normalkeim besitzt der entsprechende Querschnitt (Abb. 15 *d*) rundliche Form mit entspre-

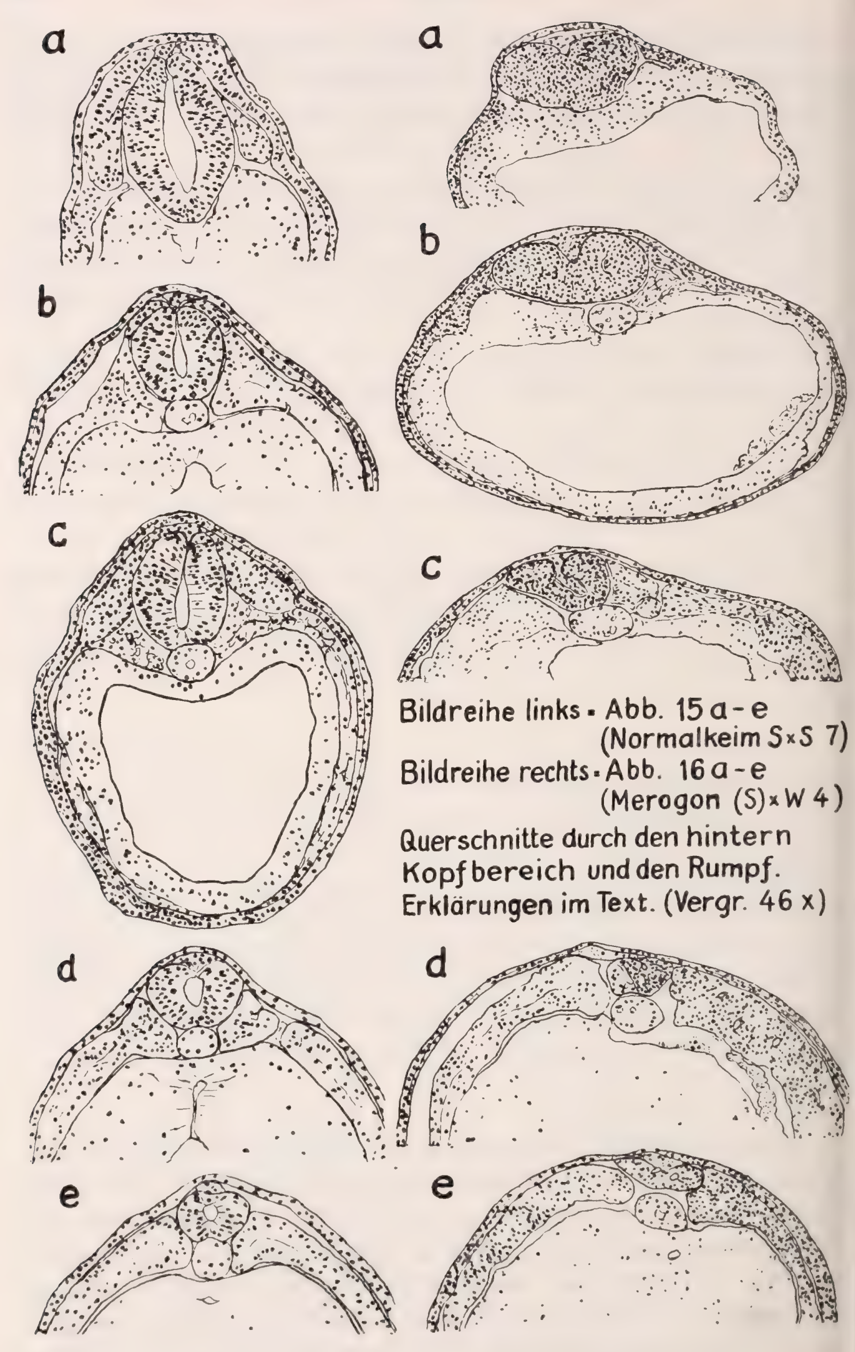

a
b
c
d
e
a
b
c
d
e
Bildreihe links - Abb. 15 a - e
(Normalkeim S×S 7)
Bildreihe rechts - Abb. 16 a - e
(Merogon (S)×W 4)
Querschnitte durch den hintern
Kopfbereich und den Rumpf.
Erklärungen im Text. (Vergr. 46 x)

Abb. 15. Abb. 16.

chendem Lumen und radiär gestellten Wandungszellen. Als Fläche ist der merogonische Querschnitt, verglichen mit dem Normalquerschnitt, etwas unternormal. Die Zellenzahl, an den Kernen abgezählt, ist in beiden Fällen ungefähr gleich, in beiden ca. 70 Kerne. Die Unterlagerung durch die Chorda ist im Merogon normal, aber die benachbarten Somiten sind schlecht entwickelt.

Auch weiter hinten (Abb. 16 *e*) ist das merogonische Neural-„Rohr" flach, manchmal rinnenähnlich. Es hat nur hie und da und zwar vor allem im linken Bereich ein Lumen. Auf alle Fälle steht es weit hinter dem normalen rundlichen Rohr mit gleichmässig dicker Wand und deutlichem Lumen des Normalkeimes (Abb. 15 *e*) zurück. Die Unterlagerung durch die Chorda ist auch in dieser Region des Merogons normal, die benachbarten Somiten sind der Masse nach ansehnlich, in der Differenzierung aber gegenüber dem Normalzustand zurückgeblieben. Die Zellenzahl des merogonischen Querschnitts ist trotz der viel geringeren Differenzierung grösser als im Normalkeim: merogonisch 54, gegen 36 normal.

Der ganze Neuralbereich hat schwache Kernpyknose. Auf 100 gesunde fällt ca. 1 pyknotischer Kern. Das craniale Füllgewebe zwischen Epidermis, Kopfdarm und Hirnbereich ist stärker pyknotisch. Hier fallen auf 100 gesunde durchschnittlich 22 kranke Kerne. Ein Teil von ihnen könnte aus dem Neuralgewebe stammen.

Die Augenblasen.

Die Augenblasen (Au) sind im Kontrollkeim als einfache Ausbuchtungen entwickelt (Abb. 13). Diese fehlen im Merogon. Möglicherweise ist, wie schon bemerkt, die Verbreiterung des Lumens (Abb. 14) als erster Anfang zur Augenblasenbildung zu deuten.

Die Chorda.

Die Chorda bildet im Merogon wie im Vergleichskeim einen langgestreckten, im Querschnitt rundlichen Stab. Mit Ausnahme der Enden ist sie gut abgegrenzt. Ihr Querschnitt (man vergleiche hiefür Abb. 15 und 16) ist eher grösser als der des Normalkeimes und nur um die Hälfte reicher an Kernen. Sie ist wie beim Normalkeim noch kaum vakuolisiert. Pyknotische Kerne sind äusserst selten zu finden.

Das Entoderm.

Der Normalkeim besitzt im Kopfbereich einen dickwandigen Kopfdarm mit sehr geräumigem gut abgegrenztem Darmlumen (Abb. 15 *c*). Dieses verengt sich im Vorderrumpf zu einem schmalen, hochgestellten, dorsal gelegenen Spalt (Abb. 15 *d*). Der Darm hat nach oben nun eine ungefähr gleich dicke Wandung wie im Kopfbereich, dagegen einen kompakten, viel dickeren ventralen Boden. In der hinteren Rumpfhälfte verengt sich dieser Spalt noch weiter zu einem engen Kanal (Abb. 15 *e*), der dicht unter der Chorda nach hinten zieht und in der Aftergegend bogenförmig nach der Ventralseite hin abbiegt.

Beim Merogon ist der vorderste ventrale Kopfabschnitt stärker von dichtem Gewebe erfüllt (vergl. Abb. 14), dessen ventraler Teil zum Entoderm, der dorsale zum Mesoderm gehören dürfte. Doch wird auf dem Querschnitt eine deutliche Grenze erst einige Schnitte weiter hinten sichtbar. Dann hat der Entodermbereich auch schon ein Lumen und wird dadurch als vorderer Kopfdarmabschnitt erkennbar. An diese vordere Zone schliesst ein ziemlich typischer Kopfdarm an (Abb. 16 *a*, *b*, *c* und Abb. 17). Sein weites, queres Lumen ist normal, dagegen sind die Seitenwände der späteren Kiemenregion durchschnittlich nur halb so dick wie im Kontrollkeim. Stellenweise ist die Darmwand nur aus lockeren Zellen gebildet und im dorsalen Dach nicht geschlossen. Die Chorda nimmt in diesem Fall wie Abbildung 16 *b* zeigt, an der Begrenzung des Lumens teil.

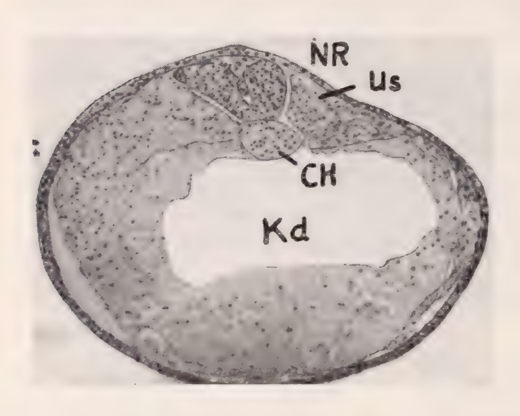


Abb. 17.

Merogon (S) × W 4. Querschnitt durch den hintersten Kopfbereich mit Kopfdarm (Kd). Das Neuralrohr (NR) hat eine Rinne gebildet, deren eine Seite lappenartig verbreitet ist. Auf der andern bessern Seite ist ein unordentliches Ursegment (Us) gebildet. CH = Chorda. Vergr. 46 ×.

Im Rumpfbereich bildet das Entoderm wieder grösstenteils eine

einheitliche, schlecht organisierte Masse. Das Darmlumen lässt sich in den Schnitten nur stückweise verfolgen. Entsprechend dem schon im Leben festgestellten peristierenden Dotterpfropf enthält der Merogon hinten noch einen ziemlich grossen freien Entodermbereich.

Das Mesoderm.

Das Kopfmesoderm (Abb. 13, Me) bildet beim Normalkeim zu beiden Seiten des primären Vorderhirns schmale, lockere Zellanhäufungen, in der eigentlichen Kopfdarmregion, vor allem zwischen Neuralrohr und Darmdach, grössere lockere Zellkomplexe (Abb. 15 *c*). In der hinteren Kopf- und vorderen Rumpfregion haben sich im Querschnitt dreieckförmige Somiten gebildet (Abb. 15 *b* und 15 *d*). Ein Lumen ist erst angedeutet[1]. In Abbildung 15 *d* ist das Myotom abgegrenzt. Die anschliessenden Seitenplatten lassen noch keine deutliche Spaltung in die beiden Mesodermblätter erkennen. Ihre Kerne bezw. Zellen haben sich jedoch deutlich in zwei Lagen geordnet. In der hinteren Rumpfhälfte vereinigen sich die beiden Seitenplatten auf der Ventralseite.

Im Merogon erfüllt das Mesoderm im vordersten, vor dem Darm gelegenen Bereich einen viel grösseren Teil des Querschnittes als beim Kontrollkeim. In der prächordalen Zone des Kopfdarms (Abb. 14) bildet es mit der dorsalen Darmwand zusammen eine dicke, ziemlich lockere Schicht, die schon auf Seite 268 erwähnt wurde. Im vorderen parachordalen Bereich (Abb. 16 *b*) sind die Verhältnisse insofern noch ähnlich, als die Chorda von anschliessenden teils entodermalen, teils mesodermalen Zellmassen flankiert wird. Weiter hinten ist, vor allem auf der besseren linken Seite, ein unordentliches Ursegment ausgebildet (Abb. 17). Im Rumpf ist die Bildung der Ursegmente teilweise um ein weniges besser. Die Abgrenzung der Myotome ist angedeutet (Abb. 16 *d*). Die Seitenplatten erreichen die ventrale Mediane. An anderen Stellen hat das Somitenmaterial plumpere Form und ist unregelmässig zerklüftet (Abb. 16 *c* und *d*, rechts). In bezug auf Zellmasse sind die merogonischen Segmente allgemein eher zellenreicher als beim Kontrollkeim, die Zellanordnung jedoch ist viel unregelmässiger.

---

[1] Wie dies auch der normalen Entwicklung entspricht. Vergl. z. B. VOGT 1929, Abb. 60 *d*.

Stellenweise ist das merogonische Mesoderm ziemlich reich an pyknotischen Kernen.

Zweites Beispiel: Keim (S)×W 5 (Exp. Baltzer).

Entwicklung bis zu zum Harrison-Stadium 27 (Embryo mit kurzer Schwanzknospe).

a) *Lebendbeobachtung.*

7.XII, 16.25 Uhr befruchtet. 16.50 operiert und viel Plasma herausgesogen. 21.00 kleiner Plasmaanhänger an Stichstelle. 8.XII, 0.30 normale erste Furche. 1.30 zwei Zellen. Das Zweizellenstadium ist gegenüber dem Normalkeim um 2 Stunden verzögert. 12.30 normal weiter gefurcht, vegetativ sehr grobzellig. 9.XII, 11.30 Harrison 10. Urmund bildet wellenförmige Linie. 10.XII, 18.00 Harrison 12—14. Dotterpfropf noch vorhanden, zugleich aber Rückenrinne. Von Ende Gastrula an deutliche Entwicklungsverzögerung. Der Kontrollkeim hat in der gleichen Zeit Harrison 15—16 erreicht, und die Medullarplatte mit Wülsten gebildet. 11.XII, 8.30 Harrison 17—18, sich schliessende Neuralrinne. Wülste ziemlich kräftig. 18.00 etwa Harrison 20, Neuralrohr im Rumpf geschlossen, Hirnbereich noch offen. 12.XII, 21.00 Kopf ist kurz. Augenblasen schlecht entwickelt, Kiemenbuckel wenig modelliert. Vornierenbuckel kaum erhoben. After etwas, aber nicht stark erweitert. Schwanzknospe flach, etwa wie Harrison 27. Rotiert in Hülle. 13.XII, 10.30 Schwanzknospe noch rundlich im Querschnitt, dorsal ist ein niedriger Flossensaum vorhanden. Kiemenbuckel wie am 12.XII. Vornierenbuckel deutlich. Grosse Flüssigkeitsblase unter Epidermis am Bauch. 21.45 Bauchblase grösser geworden. Schwanzknospe blasig. Fixiert in Zenker im Alter von 5 Tagen 5 Stunden.

Zusammen mit dem operierten Keim wurde ein normaler Kontrollkeim der gleichen Eiablage bei gleicher Temperatur aufgezogen (S×W 6). Er wurde 36 Stunden früher als der Merogon fixiert. Dieser Keim hat, soweit ein Vergleich mit dem gehemmten Merogon möglich ist, ein entsprechendes Entwicklungstadium erreicht und wurde als Kontrolle für den histologischen Vergleich verwendet.

Diesem Merogon sind, mit Rücksicht darauf, dass in den drei folgenden Fällen noch wesentlich weiter entwickelte Stadien vorliegen, nur wenige Abbildungen gewidmet. Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die vom Merogon und der Kontrolle erreichte Organisation. Dann folgt ausser dem Merogonienachweis die Beschreibung einzelner Organe.

TABELLE 5.

b) *Übersicht über den Bau des Keimes.*

Kontrollkeim	Merogon
Kopf massig mit rundlichem nach oral sich erstreckendem Vorderhirnbereich und mit Anlagen der Riechgruben.	Kopf kurz und spitz, ohne Riechgruben.
Zwei normale, seitlich gelegene, vom Zwischenhirn deutlich abgegliederte Augenblasen.	Zwei Augenblasen in ähnlicher Lage wie im Kontrollkeim, aber gänzlich undifferenziert.
Neuralrohr mit gutem Lumen.	Neuralrohr grösstenteils ohne Lumen.
Massige Chorda, die sich von der Mitte der Hörblasenregion bis ins Schwanzende erstreckt.	Wie Normalkeim.
Deutlich ausgebildete Hörblasen mit schmalen Lumen, von der Epidermis abgeschnürt.	Hörblasen mit schlechten Lumen sicher vorhanden, aber nicht deutlich von der Epidermis abgrenzbar.
Herzanlage mit Pericard- und Myocardsäckchen und Endocardanlage.*	Keine Herzanlage.
Grosses Kopfdarmlumen, v o r der Hörblase beginnend.	Kopfdarmlumen kurz und eng. Seine vordere Grenze liegt auf der Höhe der Hörblase.
Im Kiemendarmbereich verdickte Entodermwand mit quer verbreitetem Kiemendarmlumen.	Keine deutlich abgegrenzten Kiemenbereiche. Entodermtaschen stossen an Ektoderm.
Gut gegliederte Myotomreihe. Die Myotome sind hinten hohle, vorne kompakte gut abgegrenzte Muskelpakete.	Myotome nur sehr schlecht abgegrenzt. Myoblasten ähnlich wie im Kontrollkeim.

* Vergleiche hiefür COPENHAVER 1939, Fig. 6.

c) *Merogonienachweis.*

Chromosomenzahlen. Sechs Zählungen: 4×14, 1×15 und 1× ca. 17 Chromosomen.

Kerngrössen: Die Kerne des operierten Keimes sind bei allen untersuchten Organen bedeutend kleiner als die des diploiden Ver-

gleichskeimes. Ihre Grössen sind in Tabelle 6 zusammengestellt. Es wurden jeweilen ca. 20 Kerne aus entsprechenden Organbezirken gemessen. Die Messtechnik ist dieselbe wie auf Seite 247 angegeben wurde.

Tabelle 6. — *Kerngrössen der Keime* (S)×W 5 *und* S×W 6.

Organ	Keim	Kerngrösse	
		d	*d*²
Hirn	Merogon	7,93	62,8
	Diploider Kontrollkeim	12,15	147,6
Chorda	Merogon	9,90	98,0
	Diploider Kontrollkeim	14,60	213,1
Epidermis	Merogon	7,83	61,3
	Diploider Kontrollkeim	10,79	116,4

Nach diesen Messungen sind die Kernoberflächen bei allen untersuchten Organen ungefähr halb so gross wie beim diploiden Keim. Der operierte Keim kann somit als haploid betrachtet werden.

d) *Beschreibung der einzelnen Organe.*

Die Epidermis.

Die Epidermis des Kontrollkeimes ist ähnlich der in Beispiel 1 beschriebenen Normalepidermis, aber etwas dünner. Sie ist ebenfalls meist zweischichtig und weist noch wenig mannigfaltigen Charakter auf. Ihre Zellen sind besonders im ventralen Rumpfbereich und auch im dorsalen Kopfbereich abgeflacht, bilden aber noch nirgends ein typisches dünnes Plattenepithel.

Die Epidermis des Merogons ist dick, höckerig und zellenreich und nur undeutlich geschichtet. Sie ist von den umgebenden Geweben schlecht abgegrenzt. Ihre Zellen sind meist von kubischer Form. Wie die Epidermis des Vergleichskeimes weist sie viele Mitosen auf. Pyknotisches Kernmaterial ist selten zu finden.

Das Neuralrohr.

Hirnbereich. — Die Formbildung ist in allen Abschnitten, aber vor allem im vorderen Hirnbereich gehemmt. Dies steht wohl im

Zusammenhang mit der stark gehemmten mandibularen Zone des Vorderdarmes, die für die Induktion des Vorderhirns verantwortlich ist. Innerhalb dieser reduzierten Hirnform (die ungefähr Harrison 22 entsprechen würde) hat sich jedoch eine starke Massenentwicklung des neuralen Gewebes vollzogen. Dieses hat sich mit Wülsten und Bändern nach dem Hirnlumen hin ausgebreitet und den Hohlraum hochgradig verdrängt (Abb. 19). Damit fehlt auch die radiäre Zell- und Kernanordnung wie sie im Normalkeim Abb. 18 erreicht ist. Im Nachhirnbereich ist die Bildung eines geschlossenen Rohres überhaupt ausgeblieben; es ist ähnlich wie in Beispiel 1 nur das Stadium der Rinne mit zwei in der Mediane zusammenhängenden Längswülsten erreicht worden, von denen jeder ungefähr einer Rohrhälfte entsprechen dürfte. Die Rinne ist mit viel pyknotischem, aber auch gesundem Gewebe ausgefüllt.

Die neurale Zellvermehrung scheint derjenigen des Kontrollkeimes zu entsprechen. 1,3% sämtlicher Kerne sind in Teilung begriffen. Beim Kontrollkeim beträgt der Prozentsatz der Mitosen ca. 1,6%. Kernpyknose: im vorderen Hirnbereich kommen auf 100 gesunde Kerne etwa 4, im hinteren Hirnbereich etwa 8 pyknotische Kerne. Bei diesen Zählungen sind die ausgestossenen pyknotischen Kerne, deren Herkunft unsicher ist, nicht eingerechnet. Diese sind zahlreich, sie liegen in den wenigen schlecht gebildeten Hohlräumen.

Rückenmark. — Der Kontrollkeim besitzt ein schlauchförmiges Rückenmark mit hochovalem Querschnitt, verdickten Seitenwänden und spaltförmigem Lumen.

Im Merogon ist das Rückenmark stark dorso-ventral abgeplattet. Es bildet wie die Querschnitte zeigen eine kernreiche Zellmasse mit zwei Seitensträngen, die den verdickten Seitenwänden des Normalzustandes entsprechen dürften. Ein Lumen ist nicht vorhanden.

Die Augenanlagen.

Abbildung 18 zeigt einen Schnitt durch die Augenblasen (Au) im Normalkeim. Diese sind deutlich abgegrenzt und mit Lumen versehen. Die Kerne sind radiär angeordnet.

Im Merogon sind sie, wie Abbildung 19 veranschaulicht, zwar von der seitlich ventralen Hirnwand abgegliedert, im übrigen

aber bilden sie ovale, ungeordnete, verdickte Bereiche mit regellosen Kernanhäufungen.

Die Hörblasen.

Die Hörblasen sind im Normalkeim deutlich abgegrenzte, von der Epidermis abgeschnürte, drei Zellschichten dicke Blasen mit kleinem Hohlraum. Im Merogon sind die Anlagen dieser Organe als undeutliche Massen mit engem Lumen und ungeordneten Zellen zu erkennen. Sie enthalten keine pyknotischen Kerne.

Die Chorda.

Die merogonische Chorda ist ein von den Nachbargeweben grösstenteils deutlich abgegrenzter rundlicher Stab. Nur im Vorderende ist die Abgrenzung unsicher. Die umgebenden Gewebe liegen

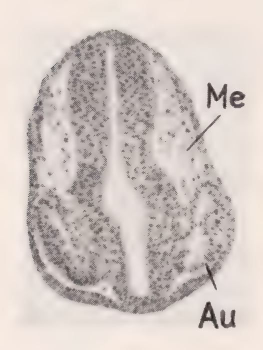


Abb. 18.

Normalkeim S × W 6. Hirn mit Augenblasen (Au). Me = Mesoderm. Vergr. 46 ×.

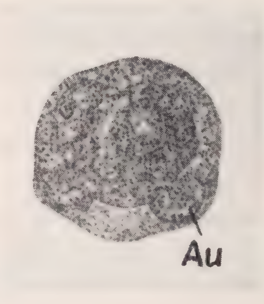


Abb. 19.

Merogon (S) × W 5. Ein Abb. 18 entsprechender Schnitt. Die Augenblasen (Au) sind als verdickte Bereiche erkennbar. Das neurale Gewebe „wuchert" in Wülsten und verdrängt das Hirnlumen. Vergr. 46 ×.

ihr eng an. Im Normalkeim sind deutliche Zwischenräume vorhanden. Die Massenentwicklung ist normal, die Querschnitte der Merogonchorda sind eher etwas grösser als diejenigen des Kontrollkeimes. Die Dotterschollen sind, wie im Normalkeim, noch intakt vorhanden. Die Vakuolisierung beginnt auch in der normalen Entwicklung erst später.

Im Kontrollkeim sind die Chordazellen wie Münzen in einer lockeren Geldrolle hintereinander aufgereiht. Ihre Kerne liegen axial. Im Merogon dagegen sind Zellen und Kerne noch über den ganzen Querschnitt verteilt.

Die Anzahl der Zellen und damit der Kerne pro Querschnitt ist im Mittel beim Merogon wesentlich höher, die Zell- und Kerngrösse dagegen wesentlich niedriger als im Vergleichskeim. Auf einen Kern der Normalchorda fallen 2,4 Kerne der Merogonchorda. Die Zellquerschnitte sind in der Normalchorda ungefähr doppelt so gross als diejenigen des Merogons. Es wird also auch hier, wie dies FANKHAUSER (1938) für *Triton* beschreibt, die Kleinheit der haploiden Zellen durch die grössere Zahl ausgeglichen und damit eine normale Grösse der Organe als Ganzes erreicht.

Mitosen sind weder in der Merogon- noch in der Vergleichschorda vorhanden. Pyknotische Kerne sind selten, auf 100 gesunde ca. 2 pyknotische.

Das Mesoderm.

Das Kopfmesoderm. — Im Kontrollkeim flankiert das Mesoderm als lockeres Gewebe den vordersten Hirnbereich (Abb. 18, Me). Etwas weiter hinten, im prächordalen Hirnbereich, findet sich dasselbe lockere Mesoderm zentral gelegen. Es kann hier vom massigeren ventral gelegenen Entoderm leicht unterschieden werden. Das hier seitlich geordnete Mesoderm bildet ein kompaktes Gewebe, wohl die präsumptiven Mandibularplatten. In der eigentlichen Kopfdarmgegend, die auch die vorderste Chordaregion einschliesst, haben sich Ursegmente gebildet. Die anschliessenden Seitenplatten vereinigen sich auf der Ventralseite und bilden die auf Seite 276 beschriebene Herzanlage.

Im Merogon ist der prächordale Kopfbereich von einem umfangreichen teils mesodermalen, teils entodermalen Gewebe ausgefüllt. Seine Zellen bilden ein dichtes Parenchym und nicht das normale lockere Gewebe wie es der Kontrollkeim in diesem Bereich besitzt. Eine Abgrenzung des mesodermalen und entodermalen Anteils ist in dieser Zone nicht möglich. Dies gilt auch für die Kiemenregion. Hier wird die Wand des Kopfdarmes von einer sehr dicken, bis an die Epidermis reichenden Gewebsmasse gebildet, in der wahrscheinlich sowohl das Mesoderm der Kiemenanlagen wie dasjenige der Herzanlage enthalten ist.

Die Myotome.

Der Normalkeim besitzt rundliche Myotome. Die im hinteren Rumpf gelegenen Muskelsegmente haben noch radiär angeordnete längliche Zellen, die ein rundliches Lumen umschliessen. In den weiter vorn liegenden Myotomen sind die Lumina nur noch schmale Spalten, und die Grosszahl der Zellen haben sich in die Richtung der Körperlängsachse gedreht.

Beim Merogon ist die Formbildung der Myotome ausserordentlich schlecht. Diese sind dicht gedrängt und ihre Myosepten nur teilweise erkennbar. Deshalb ist auch die Zahl der Myotome nicht zu bestimmen. Auch die histologische Differenzierung ist mehr oder weniger gehemmt. Die Drehung der Myoblasten in die Körperlängsachse hat sich auch in den vordersten merogonischen Myotomen nur mangelhaft vollzogen. Die einzelnen Zellen haben noch nicht die Länge des ganzen Segmentes erreicht und sind noch ineinander verkeilt. Sie sind jedoch wie in der Kontrolle länglich spindelförmig und zahlreiche haben, wie dies auch das normale Verhalten ist, zwei bis mehr Kerne. Der Dotterabbau hat kaum erst begonnen. Die einzelnen Myoblasten sind stark gefüllt mit Dotterkörnern, zwischen denen nur geringe Zwischenräume frei bleiben. Im Normalkeim sind diese Zwischenräume schon grösser. Das Muskelgewebe des Merogons ist schwach pyknotisch. Auf 100 gesunde entfallen ca. 2 kranke Kerne.

In weiter hinten gelegenen Segmenten sind die Myoblasten unregelmässig radiär angeordnet.

Die Herzanlage.

Nach Copenhaver (1939) treten die ersten Differenzierungen der Herzanlage bei Axolotl im Harrison-Stadium 25 auf. Aus dem innern Blatt des untersten Teiles der Seitenfalte entwickelt sich die endocardiale Anlage. Im Stadium 27 kommt die Abgrenzung des zuerst paarigen Pericardialraumes zwischen den zwei Mesodermblättern der beiden Seitenfalten hinzu. Dieser Zustand ist im Kontrollkeim erreicht. Der Merogon zeigt noch keine Herzanlage.

Das Entoderm.

Der hohle Kopfdarm des Merogons beginnt auf der Höhe des vorderen Chordaendes. Das Lumen in der mandibularen Region ist

nicht vorhanden. Der übrige Bereich besitzt zwar ein deutliches, jedoch unregelmässiges und gegenüber dem normalen Keim sehr viel geringeres Lumen. Dieses erstreckt sich beim Kontrollkeim wesentlich über das vordere Chordaende hinaus und ist in allen Bereichen viel geräumiger. Dem merogonischen Kopfdarm fehlt auch speziell in der Kiemenregion die typische rechteckige Form. Seine Wand ist sehr dick geblieben. Sie reicht bis an die Epidermis und enthält vermutlich, wie schon auf Seite 275 bei der Beschreibung des Mesoderms erwähnt wurde, auch mesodermale Gewebe, die jedoch, wenig differenziert, nicht vom Entoderm zu unterscheiden sind.

Drittes Beispiel: Keim (S) × W 7 (Exp. Baltzer 1940).

Entwicklung bis Harrison-Stadium 35 (Embryo mit Kiemenhöckern).

a) *Lebendbeobachtung.*

7.XII, 15 Uhr künstliche Befruchtung. Ei aus dem Uterus eines schwarzen Weibchens entnommen und mit Sperma eines weissen Männchens befruchtet. Ein Spermaeinschlag, ziemlich nahe dem Eifleck. 15.32 operiert. Viel Plasma abgesogen. 22.00 normale erste Furche. 23.00 erste Furche stark geknickt. 0.15 regelmässiges 4-Zellenstadium. 12.30 animal und vegetativ gut gefurcht. 9.XII, 11.30 Invaginations-stelle bildet lange schmale Einkerbung ähnlich Harrison 10. 19.00 beinahe Harrison 11 (bogenförmiger Urmund). 10.XII, 18.00 Harrison 15, breite Neuralplatte mit Wülsten, aber Dotterpfropf noch an der Oberfläche. 11.XII, 8.30 immer noch oberflächlicher Dotterpfropf. Medullarrinne im Begriff sich zu schliessen. 18.00 rotiert in der Dotterhaut. Kopf schlecht entwickelt, entspricht etwa Harrison 21. Dotterpfropf noch sichtbar. 12.XII, 9.00 Kopf sehr klein geblieben, Augenblasen schwach sichtbar. In Neuralnaht traten einzelne Zellen aus. Dorsal von Dotterpfropf hat sich jetzt Schwanzknospe entwickelt. 21.00 etwa Harrison 26—27. Deutliche aufgewölbte einheitliche Kiemenbuckel. Vornierenbuckel sichtbar. Dotterpfropf ist jetzt wahrscheinlich überwachsen. 13.XII, 10.30 etwa Harrison 31. Kiemenbuckel zeigen schwache Längsstreifung. Schwanzknospe mit Rückensaum. 21.45 Kiemenbuckel schwach dreiwulstig, ähnlich Harrison 34. Nackenblase. Gestreckte

Abb. 20.
Merogon (S) × W 7.
Vergr. 12 ×.

Schwanzknospe etwa wie Harrison 33 mit ziemlich hohem Rückensaum. 14.XII, 8.30 Harrison 35, Kiemenstummel etwas spitz. Nackenblase vergrössert. Schwanz mit dorsalem und ventralem Flossensaum. 17.30 Harrison 35—36, deutliche Kiemenstummel. Kein Herzpuls zu sehen. 15.XII, 9.00 immer noch wie Harrison 35—36. Kein Herzpuls. Es lösen

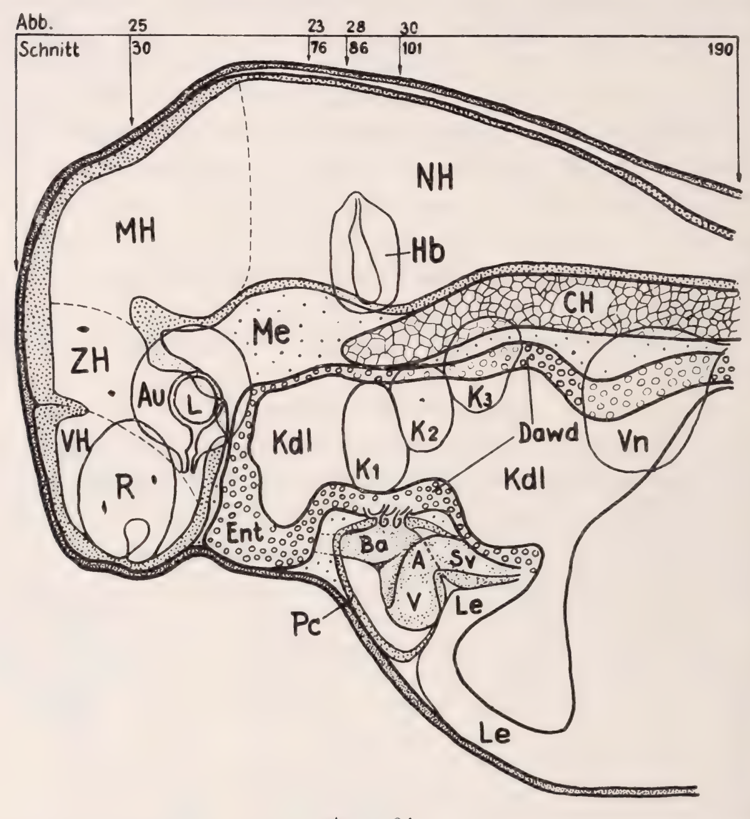


Abb. 21.

Normalkeim S × W 8, *Rekonstruktion des Kopfes.* Neuralrohr, Darm, Chorda und Leber sind in medianem Sagitalschnitt dargestellt. Die übrigen Organe sind in ihren Umrissen auf diese Medianebene projiziert. Die Pfeile geben die Lage der abgebildeten Schnitte wieder. A = Atrium, Au = linkes Auge, Ba = Bulbus arteriosus, Ch = Chorda, Dawd = Darmwand, Ent = Entoderm, Hb = Hörblase, K 1—3 = Kiemenstummel, Kdl = Kopfdarmlumen, L = Linse, Le = Leber, Me = Mesoderm, MH = Mittelhirn, Pc = Pericard, R = Riechgrube, Sv = Sinus venosus, V = Ventrikel, VH = Vorderhirn, Vn = Vorniere, ZH = Zwischenhirn. Vergr. 62 ×.

sich allmählich ziemlich viele Zellen von der Epidermis los. Keine Körperkontraktionen (Abb. 20), 22.00 f i x i e r t i n Z e n k e r. Der Keim wurde 8 Tage und 7 Stunden alt. Zuchttemperatur 18° C.

Für den Vergleich der inneren Entwicklung wurde ein diploider Keim der gleichen Serie benutzt: S×W 8 Stadium Harrison 35, im Alter von knapp 7 Tagen fixiert. Dieser Keim ist also um mehr als ein Tag jünger, äusserlich aber ungefähr gleich weit wie der operierte Keim entwickelt. In der innern Organisation ist er etwas weiter, jedoch nicht so, dass seine Kerngrössen nicht als Vergleichsbasis genommen werden könnten.

b) *Übersicht über den Bau des Keimes.*

Eine nach Photographie ausgeführte Umrisszeichnung (Abb. 20) zeigt die äusserlich erreichte, kümmerliche Entwicklungsstufe des Merogons. Er wurde im Kopf und vorderen Rumpfbereich quer, in der hinteren Körperhälfte sagital geschnitten. An Hand der Schnittserien und mit Hilfe von Photographien der Ganzkeime wurden die Köpfe des Merogons und des Kontrollkeimes in Seitenansicht rekonstruiert (Abb. 22 und 21).

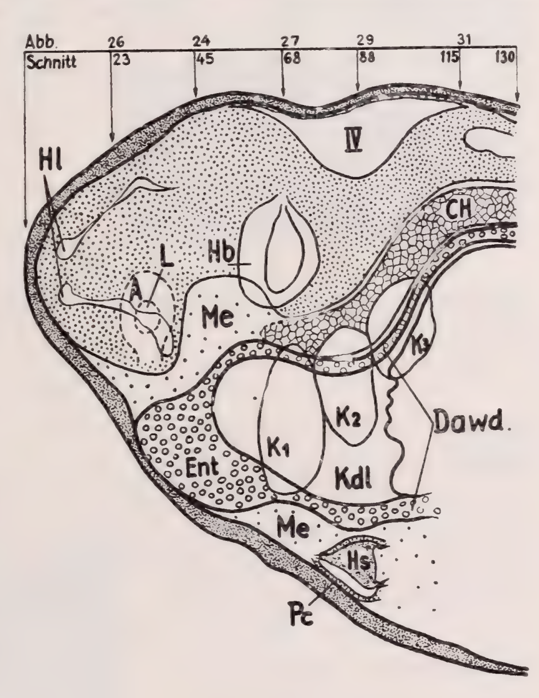


ABB. 22.

Merogon (S)×W 7, *Rekonstruktion des Kopfes.* Darstellung wie Abb. 21. Gleiche Vergrösserung (62 ×). Hl = Hirnlumen, Hs = Herzschlauch, übrige Bezeichnungen wie Abb. 21.

Die ganze Körperlänge des Merogons beträgt etwa zwei Drittel der Länge des Kontrollkeimes. Der Kopf ist wie im vorangehend beschriebenen Merogon kurz. Es fehlt auch bei diesem Beispiel der vorderste Hirnabschnitt mit den Riechgruben vollständig. Der Zwischenhirnbereich, der durch die Lage der an sich viel zu kleinen Augenblasen bezeichnet ist, und ebenso der Mittelhirnabschnitt sind kürzer als normal. Der Nachhirnabschnitt hat wohl normale Länge, ist aber nach ventral gestaucht.

Mit der Stauchung ist auch die Kopfchorda abgebogen. In bezug auf die Länge ist sie normal.

Vornieren und Vorderbeinknospen fehlen. Von den Kiemen sind die basalen Umrisse einer Seite angegeben. Die Epidermis ist, wie auch das Aussenbild (Abb. 20) erkennen lässt, höckerig. In der Rekonstruktion ist sie vereinfacht glatt gezeichnet. Die einzelnen Organe werden im Abschnitt d genauer beschrieben.

Kontrollkeim und Merogon haben in den best entwickelten Organen die gleiche Entwicklungsstufe erreicht. Dies wird durch die gleich weit entwickelten Hörblasen und nahezu gleichen Chorden bewiesen.

c) *Merogonienachweis.*

Chromosomenzahlen: 12 Äquatorialplatten, 1 × 13, 5 × 14, 2 × 15, 2 × 16, 2 × 17 Chromosomen. Nach diesen Zählungen ist der Keim als haploid zu betrachten.

Tabelle 7. — *Kerngrössen des Merogons und des diploiden Kontrollkeimes.*

Organ	Keim	Zahl der Kerne	Kerngrösse		
			d	d^2	d^3
Hirn	Haploider Keim	30	6,71	*45,0*	302
	Diploide Kontrolle	30	9,34	*87,2*	814
Chorda	Haploider Keim	9	7,66	*58,7*	449
	Diploide Kontrolle	9	10,81	*116,9*	1226
Hörblase	Haploider Keim	13	7,54	*56,9*	428
	Diploide Kontrolle	13	10,84	*117,5*	1273
Epidermis	Haploider Keim	15	6,94	48,1	*334*
	Diploide Kontrolle	15	8,81	77,6	*683*

In Tabelle 7 sind die Kerngrössen verschiedener Organe zusammengestellt. Für Hirn, Chorda und Hörblase sind die Kernoberflächen, in der Epidermis dagegen die Kerninhalte ungefähr halb so gross wie beim Kontrollkeim.

d) *Beschreibung der einzelnen Organe* (vgl. auch Tab. 8).

Die Lage der in den folgenden Organbeschreibungen erwähnten Schnitte ist in den Rekonstruktionen Abb. 21 und 22 angegeben.

Für die bildliche Wiedergabe war der Keim wegen schlechter Färbung ungünstig.

Die Epidermis.

Die Epidermis des Kontrollkeimes bildet ein glattes, gleichmässiges Epithel, im dorsalen Bereich etwas dicker, oft deutlich zweischichtig, im Bauchbereich dünner und nur einschichtig. In den zweischichtigen Bereichen ist die äussere Zellenlage oft etwas flacher mit weniger Kernen, die innere höher und zellenreicher. Abbildung 23 gibt ein Epidermisstück für einen seitlichen Bereich des Kopfes (Nachhirnregion) wieder.

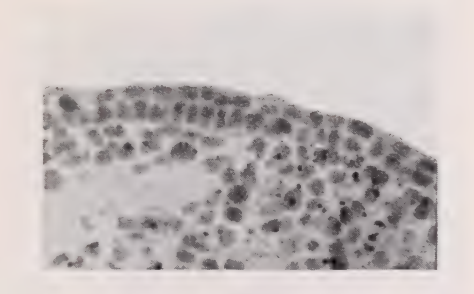


Abb. 23.
Normalkeim S × W 8. Zweischichtige Epidermis aus einem seitlichen Bereich des Kopfes. Vergr. 190 ×.

Das Epidermisepithel des Merogons ist dicker und wulstig. Es besteht, wie die Verteilung der Kerne zeigt, aus zwei bis drei Lagen viel gedrängteren Zellen. Die beiden Schichten sind weniger deutlich, gesondert. Abbildung 24 gibt diesen Zustand für den entsprechenden Kopfbereich im Merogon wieder. Ausser den gesunden Kernen sind in der Abbildung auch Pyknosebrocken zu sehen (pyk). Auch im Rumpf ist die merogonische Epidermis dicker und weniger deutlich geschichtet.

Abb. 24.
Merogon (S) × W 7. Epidermis aus entsprechender Lage von Abb. 23, mit den charakteristisch gedrängten Zell- und Kernlagen. pyk = pyknotische Kerne. Vergr. 190 ×.

Die Dotterschollen sind in der Kontroll-Epidermis schon ziemlich stark abgebaut, in der merogonischen dagegen noch weitgehend erhalten; in der Abbildung ist dies allerdings nicht sichtbar. Zellenreichtum und histologischer Ausbildungs-

grad stimmen also nicht überein. Die Differenzierung erscheint im Merogon gehemmt, die Zellvermehrung dagegen ist annähernd normal geblieben. Letzteres wird durch Auszählen von Mitosen bestätigt. Auf 100 Kerne der diploiden Epidermis kommen etwa 0,4, auf 100 Kerne der merogonischen Epidermis etwa 0,3 Kernteilungen.

Die Massenentwicklung der merogonischen Epidermis lässt sich aus der beschriebenen Zellvermehrung, der kein entsprechendes Grössenwachstum des Keimes gegenübersteht, erklären. Bei normaler Entwicklung nimmt der Keim an Grösse erheblich zu. Der Merogon erreichte im vorliegenden Fall nur etwa zwei Drittel der Grösse des Kontrollkeimes, wobei noch zu berücksichtigen ist, dass letzterer 1 $^1/_3$ Tag früher als der Merogon fixiert wurde. Daraus ergibt sich, dass die Epidermis im merogonischen Keim, wenn sich seine Zellen normal weiter vermehrt haben, im Verhältnis zum Körper „zu gross" werden muss. Es vollzieht sich an ihr ein ähnlicher Vorgang wie bei der Entwicklung des merogonischen Neuralgewebes.

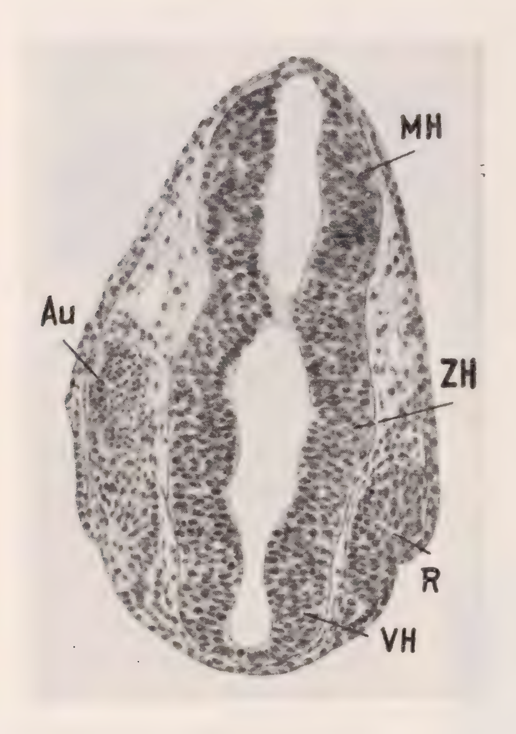


Abb. 25.

Normalkeim S × W 8. Schnitt durch Vorderhirn (VH) und Riechgrube (R), Zwischenhirn (ZH) mit Anschnitt der Augenblase (Au) und Mittelhirn (MH). Vergr. 92 ×.

Das Neuralrohr.

Der Hirnbereich. — Wie schon bei der Besprechung der Rekonstruktion des Merogons festgestellt wurde, sind besonders die vorderen Hirnabschnitte schlecht entwickelt. Zu ihrer Grössenreduk-

tion kommt eine sehr abweichende Histogenese. In Abbildungen 25 und 26 sind zwei entsprechend liegende Schnitte dargestellt, die durch die vordersten Hirnabschnitte gehen. Im Kontrollkeim (Abb. 25) enthält dieser Abschnitt die aufeinanderfolgenden Bereiche des Vorderhirns (VH) mit den Riechgruben (R), des Zwischenhirns (ZH, die Augenblase, Au, ist auf der einen Seite angeschnitten) und der vorderen Mittelhirnhälfte (MH). Für die genaue Lage siehe die Rekonstruktion Abb. 21. Die Gesamtform des Schnittes ist hochoval; die Wandungen des Neuralrohrs sind ca. 6 Zellschichten dick; seine Zellen sind radiär angeordnet, das Lumen einheitlich spaltförmig. Der entsprechende Schnitt im Merogon (Abb. 26) ist infolge des Fehlens des Vorderhirns wesentlich kleiner und rundlich. Auf der rechten Seite ist die schlechte Augenanlage (Au) zu sehen. Eine normal geschichtete Hirnwand fehlt. Die Ganglienzellmasse (Gzm) ist aber trotzdem sehr umfangreich und hat sich in zahlreichen gewundenen Falten in das Lumen hinein entwickelt. In den Falten liegen kleine Hohlräume. Wir finden also Formbildung und innere Architektur weitgehend gehemmt. Gegenüber diesen Hemmungen ist die Z e l l - v e r m e h r u n g an sich kaum geringer gewesen als im Normalkeim. Dies lässt sich aus der sehr grossen Zahl der Kerne in der gefalteten Kernmasse schliessen. Erst im Endstadium muss die Zellvermehrung abgenommen haben. Der Prozentsatz der Mitosen beträgt im merogonischen Hirn nur mehr 0,3, beim Kontrollkeim dagegen 1,3 %. Auch die Kernpyknose

ABB. 26.

Merogon (S)×W 7. Ein Abb. 25 entsprechender Schnitt durch die vordere Kopfregion. Die einzelnen Hirnabschnitte können nicht abgegrenzt werden. Die Ganglienzellmasse (Gzm) ist bedeutend und hat sich in zahlreichen Falten in das Hirnlumen hinein entwickelt. Au = die schlecht gebildete r e c h t e Augenblase (diejenige links liegt in der Schnittserie etwas weiter hinten). d = dorsal, v = ventral. Vergr. 104 ×.

hat einen ziemlichen Grad erreicht. Auf zehn gesunde kommt durchschnittlich ein pyknotischer Kern.

Mittlere und hintere Hirnbereiche. — Mittelhirn und vorderster Teil des Nachhirns haben ein unregelmässiges, öfters unterbrochenes Lumen und eine ausgiebige ungeordnete Zellmasse gebildet, wofür der vordere Nachhirnbereich in Abbildung 27 eine Anschauung gibt. Im entsprechenden Schnitt des Normalkeimes (Abb. 28) besitzt das Nachhirn ein in der Mediane erweitertes hochspaltförmiges

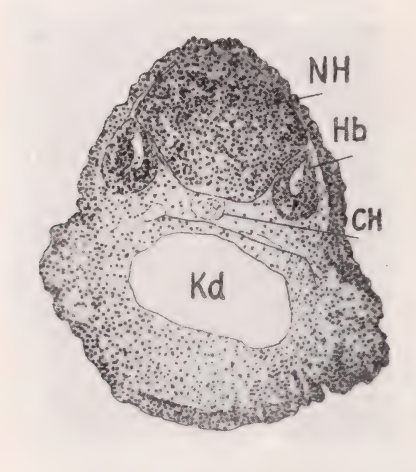


Abb. 27.

Merogon (S) × W 7. Querschnitt durch die Region der Hörblasen (Hb). Das Nachhirn (NH) hat eine ungegliederte ausgiebige Zellmasse gebildet. Die Chorda (CH) ist etwas plumper als im Normalkeim. (Abb. 28). Kd = Kiemendarmlumen. Vergr. 46 ×.

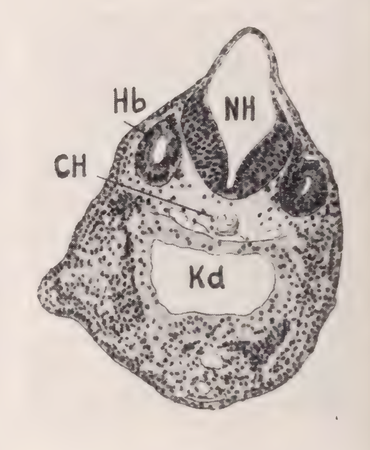


Abb. 28.

Normalkeim S × W 8. Schnitt durch die Hörblasenregion (Hb) mit Nachhirn (NH). Chorda (CH) und Kopfdarm (Kd). Vergr. 46 ×.

Lumen. Im übrigen zeigt es das charakteristische dünne Dach, die stark verdickten Seiten und die schwächer verdickte Basis.

Der übrige Teil des merogonischen Nachhirns hat, wie der weiter hinten gelegene Schnitt der Abbildung 29 zeigt, einen ziemlich geräumigen vierten Ventrikel (IV), in dem viel totes, stellenweise auch gesundes Zell- und Kernmaterial eingelagert ist, gebildet. Das Nachhirndach ist hier ebenfalls sehr dünn, aber unregelmässig. Es haben sich in dieser Region zwei kompakte Ganglienstränge entwickelt. Sie dürften den verdickten Seitenwänden des normalen Nachhirns (Abb. 30) entsprechen.

Das Wandgewebe des merogonischen Nachhirns hat starke Kernpyknose. Sehr viele pyknotische Kerne hat übrigens auch hier das craniale Füllgewebe.

Das Rückenmark. — Dieser Abschnitt ist im Kontrollkeim ein hochovales Rohr mit verdickten Seitenwänden, dünner Basis und dünnem Dachteil. In den Seitenwänden sind Zellen und

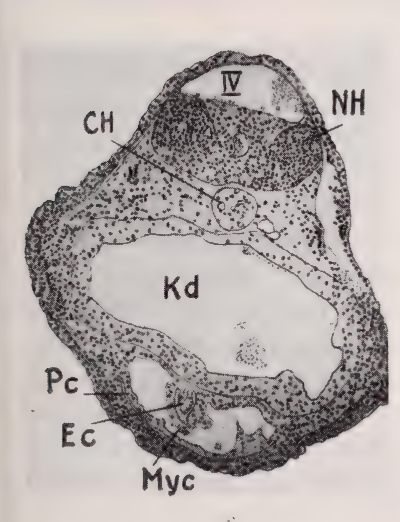


ABB. 29.

Merogon (S)×W 7. Schnitt durch die Herzregion. Die Herzanlage ist noch einfach schlauchförmig, mit dünnem Myocard (My) und Endocard (Ec). Das Nachhirn (NH) hat zwei verdickte basale seitliche Bereiche, jedoch nur ein nach dorsal unvollständig abgrenzendes Dach. Sein Lumen enthält ausgestossenes Zell- und Kernmaterial. CH = Chorda, Kd = Kopfdarm, Pc = Pericard. Vergr. 46 ×.

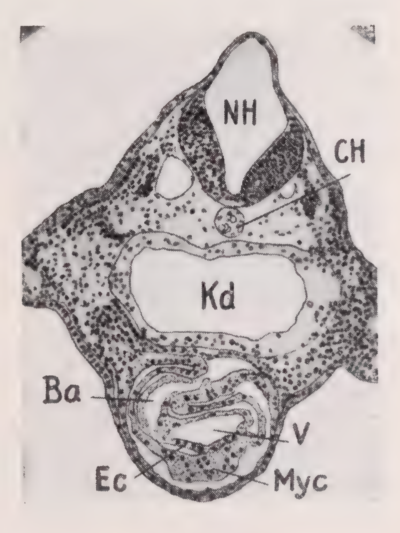


ABB. 30.

Normalkeim S×W 8. Schnitt durch die Herzregion mit Bulbus arteriosus (Ba) und Ventrikel (V). Das Myocard (Myc) ist nur in der Ventrikelregion deutlich dicker als das Endocard (Ec). NH = Nachhirn, CH = Chorda, Kd = Kopfdarm. Vergr. 46 ×.

Kerne radiär angeordnet. Auf eine Wiedergabe wurde verzichtet. Der Schnitt ist sehr ähnlich der Abbildung 47 des älteren Keimes (S)×W 10.

Das Rückenmark des Merogons ist dorso-ventral abgeplattet (Abb. 31, RM), schwerer abgrenzbar und im Querschnitt etwas kleiner als beim Kontrollkeim. Es haben sich auch bei ihm

verdickte Seitenwände angelegt, die radiäre Anordnung der Kerne aber ist ausgeblieben. Es wurde auch nur ein unregelmässiges, öfters unterbrochenes Lumen gebildet. Das merogonische Neuralrohr ist also in Form und Histogenese deutlich unterentwickelt. Trotz dieser geringen Formbildung ist auch hier die normale Zellenzahl annähernd erreicht: In zwei sich entsprechenden Querschnitten, wovon der dem Merogon zugehörende in Abbildung 31 wiedergegeben ist, wurden in diesem 181, im Kontrollkeim 193 Zellen bzw. Kerne gezählt. Die Kernpyknose ist geringer als im Hirnmaterial. Das Verhältnis der gesunden zu den pyknotischen Kernen beträgt ca. 100 zu 6.

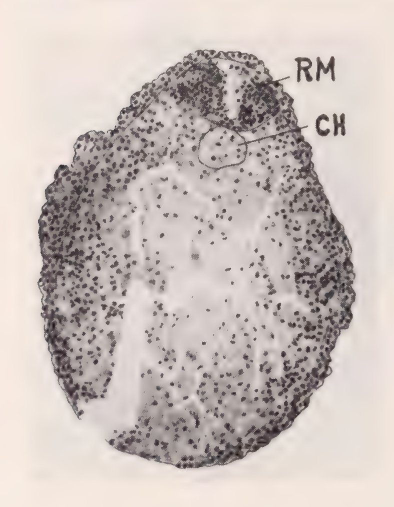


Abb. 31.

Merogon (S) × W 7. Querschnitt durch den vordersten Rückenmarkbereich. Rückenmark (RM) mit unregelmässigem Lumen. CH = Chorda. Vergr. 46 ×.

Es ist für das Neuralsystem die Frage nach der Ursache der anormalen Entwicklung anders zu stellen als für Chorda und Myotome. Da die Entwicklung des Neuralrohrs vom Urdarmdach aus induziert wird, kann der unternormale Charakter des merogonischen Neuralgewebes von mangelhafter Induktion oder von Mangeleigenschaften des Gewebes selbst herrühren. Eine ungenügende Induktion liegt wahrscheinlich im Vorderende vor. Hier besteht eine enge Beziehung zwischen der Unterentwicklung des mandibularen Teils des Kopfdarms und dem Defekt der Vorderhirnregion (vergl. hiezu Adelmann 1934, 1937, Lehmann 1938, 1942). Mangelfaktoren im merogonischen Neuralgewebe selbst sind ausserdem als Ursache für die minderwertige histologische Ausbildung wahrscheinlich.

Die Augenanlagen.

Im Kontrollkeim ist das Stadium des flachen Augenbechers erreicht (nicht abgebildet). Die Linse ist als Säckchen mit innen bereits verdickter Wand von der Epidermis abgeschnürt. Die

Retina ist ca. vier- bis fünfschichtig, aber noch ohne Fasern. Die Pigmentschicht hat Pigment gebildet.

Auch im Merogon sind Augenanlagen entstanden. Sie sind jedoch nur schlecht vom Zwischenhirn abgegrenzt und auch über eine frühembryonale Scheibenform nicht hinausgekommen. Ein typisches Becherstadium ist nicht erreicht worden. In Abbildung 26 ist die rechte Augenanlage voll getroffen. (Die linke, nicht abgebildete Augenanlage liegt, wie aus der Rekonstruktion Abb. 22 hervorgeht, in der Schnittserie etwas weiter hinten.) Auch histologisch sind die Augenanlagen zurückgeblieben. Es sind zwar zahlreiche Kernlagen, aber es ist keine klare Schichtung vorhanden. Die Kerne sind meist rundlich und nur wenige sind, wie diejenigen des Kontrollkeimes, länglich-oval und radiär gerichtet.

Die merogonischen Linsen sind unentwickelte, von der Epidermis schwer abgrenzbare Zellpolster geblieben.

Die Hörblasen.

Diese Organe, in Abbildung 27 (Hb) wiedergegeben, gehören im Merogon zu den best entwickelten Anlagen. Sie bilden zwei- bis mehrschichtige Blasen mit deutlich abgegrenztem Hohlraum und liegen, wie beim Normalkeim seitlich dem Nachhirn, auf der Höhe des Vorderendes der Chorda an. An Grösse stehen sie, im Gegensatz zu den Augen, der Hörblase des Kontrollkeimes (Abb. 28) kaum nach. Ihr dorsales Ende ist bei beiden Keimen im Begriff, sich von der Epidermis abzuschnüren. Die Zellen bezw. die Kerne der Blasenwand selbst sind allerdings im Merogon weniger gut parallel geordnet als im Kontrollkeim. Pyknoseverhältnis im Merogon: ca. 10 (gesund) zu 1,2 (krank). Auch die Hörblasen des Normalkeimes weisen vereinzelt pyknotische Kerne auf.

Die Chorda.

Die Chorda ist im Merogon wie im Kontrollkeim ein gut entwickelter Stab von rundlichem Querschnitt. Sie beginnt in beiden Keimen in der vorderen Kiemendarm-Labyrinthregion und reicht bis in die Schwanzspitze. Die merogonische Chorda ist etwas plumper als die Chorda des Normalkeimes. Abbildungen 27 und 28 zeigen diesen Unterschied für die Hörblasenregion, Abbildungen 29 und 30 für die hintere Nachhirnregion sehr deutlich.

Im Kontrollkeim ist im Kopf- und Rumpfbereich ungefähr die

Hälfte der Zellen schon vakuolisiert. In der entsprechenden merogonischen Chorda haben weniger Zellen diese Differenzierung erreicht, doch ist der Unterschied in den schwach vergrösserten Übersichtsbildern nicht zu erkennen.

Abb. 32.
Normalkeim S × W 8. Horizontaler Längsschnitt mit Chorda (CH) und Myotomen (My). Vergr. 104 ×.

Da der Rumpf der beiden Keime in Längsschnitte zerlegt wurde, geben wir die Differenzierungshöhen dieses Organs in Längsbildern des Rumpfes wieder: für den Normalkeim in Abbildung 32, für den Merogon in Abbildung 33 und 34. Sie zeigen, dass die Vakuolisierung im merogonischen Rumpf etwas weniger weit gediehen ist als im Kontrollkeim. Die Zellen enthalten kleinere Vakuolen und sind noch dotterschollenreicher.

Abb. 33.
Merogon (S) × W 7. Sagitaler Längsschnitt durch Epidermis (Ep), Rückenmark (RM), Darm (D) und schwach vakuolisierte Chorda (CH). Vergr. 104 ×.

Die merogonische Schwanzchorda ist gleich weit entwikkelt wie im Kontrollkeim. Die Zellen sind zwar schon flach scheibenförmig, aber noch kompakt. Die Vakuolisierung hat hier noch nicht begonnen.

Die Zellenzahl kann an der Zahl der Kerne leicht abgelesen werden. Sie ist, auf die gleiche Längsstrecke gezählt, im diploiden

durchschnittlich 2,2-mal kleiner als im haploiden Keim. Diese Überzahl an Kernen in der merogonischen Chorda steht, wenigstens zum Teil, in Beziehung zur Vakuolisierung, die zu einer Volumenvergrösserung und zwar vor allem zu einer Verlängerung der Chorda führt. Diese Streckung ist, worauf auch schon die Aussenansicht der Abbildung 20 hinweist, im Merogon mindestens zum Teil unterblieben.

Mitosen sind in den Chorden beider Keime nur mehr sehr selten zu finden. Auch pyknotische Kerne kommen kaum vor.

Die Myotome.

Als normalen Vergleichskeim benützen wir auch hier den schon bisher gebrauchten Keim S×W 8, und zwar den in Horizontalschnitte zerlegten Körperabschnitt, der den grössten Teil des Rumpfes und die Schwanzregion enthält. Er besitzt 19 Myotome, von denen 4 in Abbildung 32 dargestellt sind. Die Myotome sind im vorderen Rumpf schon weiter als im caudalen Abschnitt entwickelt, hier in ihrer Form noch rundlicher, weiter vorn infolge stärkerem Längenwachstum der einzelnen Myoblasten walzenförmig. Die einzelnen Zellen sind hier alle schon von länglicher prismatischer Form und haben ihre Längsachse parallel zur Körperlängsachse eingedreht. Sie keilen in den hinteren Myotomen ungefähr in der Mitte der Muskelsegmente gegeneinander aus. Dagegen haben die vorderen Myotome schon ganz durchwachsene Myoblasten.

Die meisten Myoblasten sind bereits mehrkernig. Amitotische Kernteilungsbilder sind häufig zu beobachten. Einzelne Mitosen finden sich in den äussersten Randzellen (vgl. FRANZ 1916 und LÜTHI 1938). Nach FRANZ (S. 464) treten bei Keimen mit 19 bis 22 Segmenten in den Myoblasten die ersten Fibrillen auf. In unserem Kontrollkeim mit 19 Myotomen sind noch keine Fibrillen gebildet, vielmehr sind die Zellen noch mit zahlreichen Dotterschollen erfüllt.

Für die Untersuchung der merogonischen Myotome wurden zwei Keime herangezogen. Einmal der hier schon ausführlicher beschriebene Keim (S)×W 7, dessen Rumpf in Sagitalschnitte zerlegt wurde, ausserdem Keim (S)×W 9, der, weil horizontal geschnitten, für die Untersuchung der Myotome an sich geeigneter ist und mit dem ebenfalls horizontal geschnittenen

Kontrollkeim leichter verglichen werden kann. Eine kurze Übersicht über seinen Gesamtbau ist in Tabelle 8 (S. 293) gegeben.

Im Merogon (S)×W 7 sind die Myotome nur teilweise abgrenzbar und immer schlecht geformt. Die einzelnen Myoblasten haben vor allem im ventralen, dicht über dem Darm liegenden Teil die Spindelform erreicht und bilden hier gelegentlich kleinere Bündel. Hier haben auch die Kerne zuweilen die länglich-prismatische Form ausgebildet. Die dorsalen Myotom-Teile dagegen sind stark durchlöchert und bestehen aus noch weniger deutlich spindelförmigen Zellen als in den ventralen Bereichen. Myofibrillen fehlen noch überall, wären aber auch nicht zu erwarten, da sie auch im Kontrollkeim noch nicht ausgebildet sind. Im Merogon (S)×W 9 (Abb. 34), sind wahrscheinlich wie im Kontrollkeim 18 bis 19 Myotome ausgebildet. Sie sind besser als im soeben beschriebenen Merogon (S)×W 7 geformt, und wenigstens stellenweise ziemlich gut gegeneinander abgegrenzt, jedoch nur etwa halb so lang wie im Kontrollkeim. Zahlreiche merogonische Myoblasten haben eine etwas plumpe, gestreckte Zellform mit mehreren Kernen erreicht und haben an den Zellenenden nahe den Septen gelegentlich auch fibrillenartige Struktur. Die Kerne sind durchweg rundlich geblieben. Die auffällige Kürze der merogonischen Myotome ist wohl auch ein Faktor für die kurze und plumpe äussere Rumpfentwicklung.

Abb. 34.

Merogon (S)×W 9. Horizontaler Längsschnitt mit schwach vakuolosierter Chorda (CH) und unordentlichen, stark verkürzten Myotomen (My). Vergr. 46 ×.

Die Herzanlage.

Auf Stadium Harrison 33—34 bildet die Herzanlage im N o r m a l k e i m einen einfachen, in einem geräumigen Pericard längsverlaufenden Schlauch. Er besteht aus einer innersten, dünnwandigen Schicht, dem Endocard und dem diesen umgebenden dickeren Myocardmantel (vgl. Copenhaver 1939, Fig. 1). In den folgenden

Stadien Harrison 35 und 36, denen der Normalkeim von Abbildung 21 entspricht, legt sich dieser Schlauch innerhalb des Herzbeutels in eine S-förmige Schlinge mit quergestelltem mittleren Teil. Zugleich gliedert er sich: Caudal linksmedian Sinus venosus (Sv), dann ein kurzes links gelegenes Atrium (A), dann ein ventral und nach rechts ziehender Ventrikelbogen (V). An diesen endlich schliesst sich cranial-dorsal der Bulbus (Ba) mit den abgehenden Kiemengefässen an. Das Myocard (Myc), Abb. 30, ist auch in diesem Stadium noch relativ dünn, meist nicht viel dicker als das Endocard. In allen Abschnitten, vor allem in den hinteren, sind Blutkörperchen zu finden. Am lebenden Keime waren Herzschläge zu beobachten.

Der M e r o g o n (Abb. 29) hat nur eine Herzanlage entsprechend Harrison 34 erreicht. Sie ist noch ein einfacher, geschlossener, dünnwandiger, vom Pericard dorsal noch nicht abgegliederter Schlauch. Dieser ist nur klein und beträgt ca. 1/6 desjenigen des Kontrollkeimes. Myocard und Endocard sind ungefähr gleich dick. Blutkörperchen sind in der Herzanlage selbst nicht vorhanden, wohl aber in grosser Menge im Bereich der Dottervene. Am lebenden Tier konnte man keinen Herzschlag beobachten.

Der Darm.

Der Darm besitzt im K o n t r o l l k e i m einen geräumigen Kopfabschnitt. Er wird vorn durch eine kompakte Entodermplatte begrenzt. In der Kiemenregion bildet er eine charakteristische quergestellte breite Höhle, an deren Seitenteile die plumpen Kiemenhöcker anschliessen (Abb. 30). Die ventrale Entodermwand des Darm-Kopfabschnittes tritt von hinten nahe an den Sinus venosus heran. Das weite Lumen des Kopfdarmes verlängert sich im Rumpf zu einem engen dicht unter der Chorda gelegenen Kanal.

Der m e r o g o n i s c h e Kopfdarm ist, wie die Rekonstruktion Abb. 22 zeigt, ähnlich entwickelt, aber die kompakte Entodermplatte am Vorderende ist stärker, und der vordere Teil der Kopfdarmhöhle ist verkürzt. Es ist also die Region des Kieferbogens stark reduziert, die besonders bei der Induktion der Vorderbeine eine Rolle spielt. Dagegen ist die Kiemendarmhöhle (Abb. 27) ähnlich ausgebildet wie im Kontrollkeim. An sie schliessen, jedoch im Mesoderm und Entoderm schlechter differenziert, die Kiemenhöcker an.

Ein als Leber deutbarer Abschnitt ist im Merogon nicht feststellbar. Eine solche Feststellung ist im übrigen dadurch erschwert, dass das Herz auf frühem Stadium stehen blieb.

Die Nierenanlagen.

Die Vornieren sind im Kontrollkeim als Schlauchknäuel gut entwickelt. Ihre Lage ist aus der Rekonstruktion Abb. 21 zu ersehen. Im Merogon sind Nieren nicht sicher nachweisbar.

Viertes Beispiel: Keim (S) × W 9.

Entwicklung bis Harrison-Stadium 35 (Embryo mit Kiemenhöckern).

Dieser Keim soll nicht wie der vorangehende, gleichweit entwickelte Merogon genau beschrieben werden. Er zeigt jedoch ein so auffallend ähnliches Entwicklungsbild, dass er als Bestätigung dafür dienen kann, dass Beispiel 3 nicht einen zufälligen, sondern einen für Merogone charakteristischen Entwicklungstypus darstellt. In diesem Sinne dürfte der in Tabelle 8 zusammengestellte Vergleich genügen.

Abb. 35.
Merogon (S) × W 9. Vergr. 12 ×.

Abbildung 35 ist eine überzeichnete Photographie dieses Keimes. Seine Haploidität ist durch 11 Chromosomenzählungen (1 × 12, 2 × 13, 7 × 14 und 1 × 16 Elemente) und durch Kerngrössenmessungen nachgewiesen (Chorda d = 7,29, Epidermis d = 7,08; vergleiche die ähnlichen Werte für Beispiel 3 in Tabelle 7).

Fünftes Beispiel: Keim (S) × W 10 (Exp. Baltzer 1941).

Entwicklung bis zum Harrisonstadium 37—38 (alter Embryo mit schwach verzweigten Kiemen und erstem Pigment). Dieser Keim ist der bisher am weitesten entwickelte Axolotlmerogon. Über die Pigmentierung hat Baltzer (1941) kurz berichtet.

a) *Lebendbeobachtung.*

12.IV, 15.50 Uhr Eiablage. Ein Einschlag sichtbar. 18.35 operiert, also späte Entkernung entsprechend der auf S. 240 erwähnten Technik.

Tabelle 8.

Organ	Normalkeim S × W 8	Merogon: 3. Beispiel (S) × W 7	Merogon: 4. Beispiel (S) × W 9
Körperlänge:	1	ca. 2/3	ca. 3/4
Kopf:	massig, rundlich mit Riechgruben.	kurz, spitz ohne Riechgruben. VH fast fehlend, ZWH und MH verkürzt.	kurz, spitz ohne Riechgruben. VH., ZWH und MH verkürzt.
Augen:	flache Augenbecher, kurze dünne N. opt., noch einfache, aber abgeschnürte Linsensäckchen.	Vom ZH kaum abgegrenzte, unvertiefte Augenbecher. Linsen = verdickte Epidermispolster.	Augenblasen = schlecht abgrenzbare unregelmässige Bukkeln. Linsen fraglich (Epidermisverdikkungen).
Schwanz:	gestreckt, lanzettförmig.	kurz, dorsalwärts gebogen und blasig.	kurz, dorsalwärts gebogen, stark blasig.
Hörblasen:	hohle, von der Epidermis in Abschnürung begriffene Blasen.	wie im Normalkeim hohle, in Abschnürung begriffene Blasen von normaler Grösse und fast normaler Histologie.	ebenso, jedoch noch in deutlicher Verbindung mit der Epidermis.
Herz:	S-förmig gebogener Schlauch mit Sin. ven., Atrium, Ventr., Bu.a. und Kiemengef. Myocard noch dünn wie Endocard. Dünnes Pericard.	dorsal noch nicht abgegliederter und ungebogener kurzer Schlauch mit dünnem Myo- und Endocard. Auch dünnes Pericard. Ca. 1/6 Normalgrösse.	ebenso, jedoch Myo- und Endocard etwas weitlumiger, aber auch beide noch dünn. Ca. 1/4 der Normalgrösse.
Vornieren:	gut entwickelte Schlauchknäuel.	nicht nachweisbar.	nicht nachweisbar.
Epidermis:	glatt, dünn, meist deutlich 2 Zellschichten.	dicker, wulstig, 2—3 Zellschichten. Zellen gedrängt, oft ohne deutliche Schichtung.	wie 3. Beispiel.
Rückenmark:	hochovales Rohr mit verdickten Seitenwänden und im Querschnitt rundlichem Lumen.	flachoval, Wände unregelmäss. verdickt, unregelmässiges öfters unterbrochenes Lumen.	unregelmäss. Strang, kein oder nur ein schlechtes, z. T. mit totem Material ausgefülltes Lumen.
Chorda:	rundlicher, im Mittelstück schon halb vakuolisierter Stab.	etwas schwächer vakuolisiert, sonst normal.	im Querschnitt eher etwas grösserer gut abgegrenzter Stab. Vakuolisation hat begonnen.
Myotome:	caudalwärts noch rundlich, weiter vorn walzenförmig mit schon durchwachsenen Myoblasten ohne Fibrillen.	nicht abgrenzbar, im dorsalen Teil stark durchlöchert. Spindelförmige Myoblasten bes. im ventralen Teil, aber noch ohne Fibrillen.	kurz, schlecht geformt, nur z. T. abgrenzbar. Myoblasten oft plumper z.T. aber gestreckt und gelegentlich auch fibrillenartige Struktur.
Kopfdarm:	grosses nach oral über das Chordavorderende hinaus sich erstreckendes Lumen. Vorn begrenzt durch kompakte Entodermmasse.	Lumen ebenfalls geräumig, das Chordavorderende nur wenig überragend. Kompakte Entodermmasse grösser.	Lumen kleiner, das Chordavorderende kaum überragend, sehr starke vorgelagerte kompakte Entodermmasse.

13.IV, 1.05 normale 2-Zellen. 2.10 normale 4-Zellen. Erste Furche auch vegetativ ganz durchgeschnürt. 3.10 eine Hälfte animal 4 Zellen, die andere 2 Zellen. 14.IV, 18.00 sichelförmiger Urmund. 15.IV. 10.30 kleiner Dotterpfropf. Nicht operierte Kontrollkeime haben schon eine Rückenrinne. 16.IV, 11.30 Harrison 20. 18.IV, 12.00 etwa Harrison 30. Kopf unterentwickelt. Kiemenbuckel nicht regelmässig. Augenbuckel nicht zu sehen. 21.IV, 18.30 etwa Harrison 35. 23.IV schwacher Herzpuls. 25.IV, das Tier hat in bezug auf Kiemenentwicklung das Stadium Harrison 37—38 erreicht. Es ist unförmlich kurz. Spitzer Kopf, mit einem zyklopischen Auge; dieses liegt ventral und hat Pigment. Die Kiemen sind hohl, schwach verzweigt, etwas blasig. Sie haben keinen Blutstrom. Schwanz mit hohem dorsalem und ventralem Flossensaum. Fixiert Zenker. (Abb. 36, nach Photo.)

Abb. 36.

Merogon (S)×W 10. Vergr. 9,5 ×. Die Punktierung stellt nicht das Pigment, sondern die Modellierung der Oberfläche dar.

Für den Vergleich dienten zwei Keime: S×W 11 und S×W 12. Der erstere wurde auf Stadium Harrison 37 fixiert (Kiemen noch unverzweigt und durchblutet). S×W 12 ist ein älterer Keim vom Harrison Stadium 38—39 (verzweigte durchblutete Kiemen). Dieser Keim wurde nur ergänzend zu histologischen Vergleichen benutzt. Seine Kerne sind, wie für Hirn und Epidermis nachgeprüft wurde, in ihrer Grösse kaum von denjenigen des S×W 11 verschieden.

b) *Übersicht über den Bau des Keimes.*

Bei allen drei Keimen wurden Kopf und vorderster Rumpfbereich in Querschnitte, der übrige Teil des Körpers in horizontale

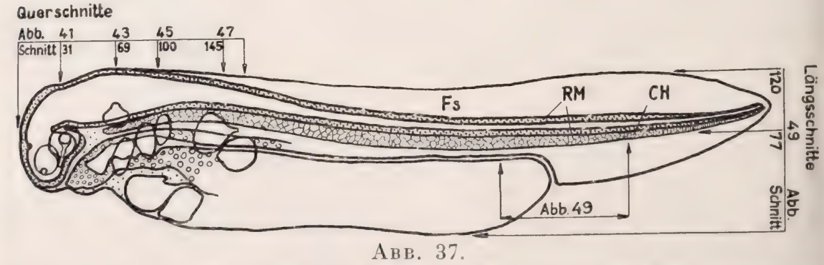


Abb. 37.

Rekonstruktion des Kontrollkeimes S×W 11. Darstellungsart wie Abb. 21. Der Keim wurde im vorderen Teil in Querschnitte, im hinteren Teil in Längsschnitte zerlegt. Die Richtung der Schnittführung ist durch Pfeile angegeben. Diese geben zugleich die Lage der abgebildeten Schnitte wieder. CH = Chorda, Fs = Flossensaum, RM = Rückenmark. Vergr. 13 ×.

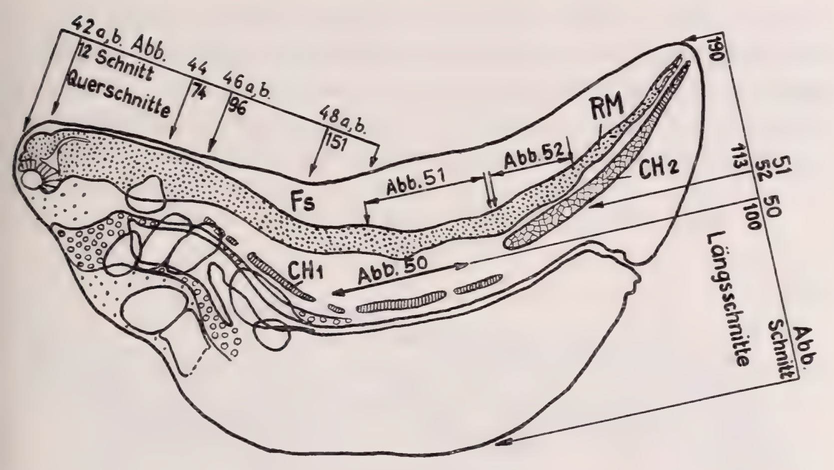


Abb. 38.

Rekonstruktion des Merogons (S) × W 10. Gleiche Darstellung und Vergrösserung (13 ×) wie Abb. 37. CH 1 = anormale Chorda der Kopf-Rumpfregion, CH 2 = normale Chorda der Rumpf-Schwanzregion.

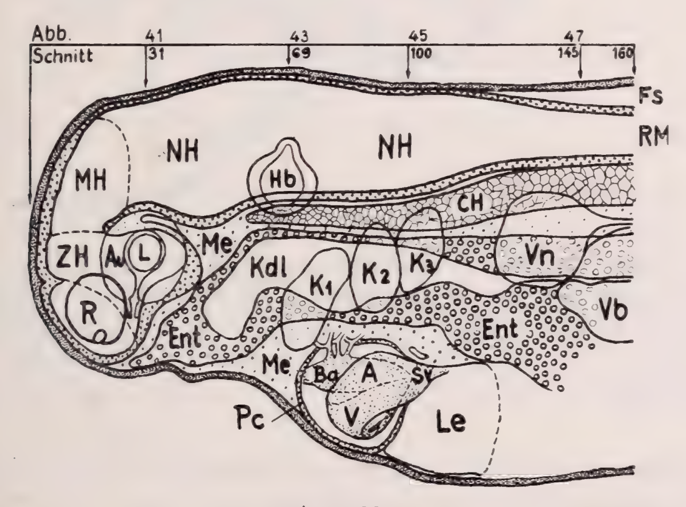


Abb. 39.

Normalkeim. Rekonstruktion des Kopfes. Darstellungsart wie Abb. 21. A = Atrium, Au = Augenbecher, Ba = Bulbus arteriosus, CH = Chorda, Ent = Entoderm, Fs = Flossensaum, Hb = Hörblase, K 1—3 = Kiemenstummel, Kdl = Kopfdarmlumen, L = Linse, Le = Leber, Me = Mesoderm, MH = Mittelhirn, NH = Nachhirn, Pc = Pericard, R = Riechgrube, RM = Rückenmark, Sv = Sinus venosus, V = Ventrikel, Vb = Vorderbeinknospe, Vn = Vorniere, ZH = Zwischenhirn. Vergr. 39 ×.

Längsschnitte zerlegt. Nach diesen Schnittserien und nach der Photographie des haploiden Keimes von Abbildung 36 vor der Zerlegung in Schnitte, wurden die Rekonstruktionen Abb. 38 und 40 hergestellt. Abbildung 38 gibt die Gesamtübersicht, Abbildung 40 den Vorderkörper des Merogons wieder. Zum Vergleich wurde auch

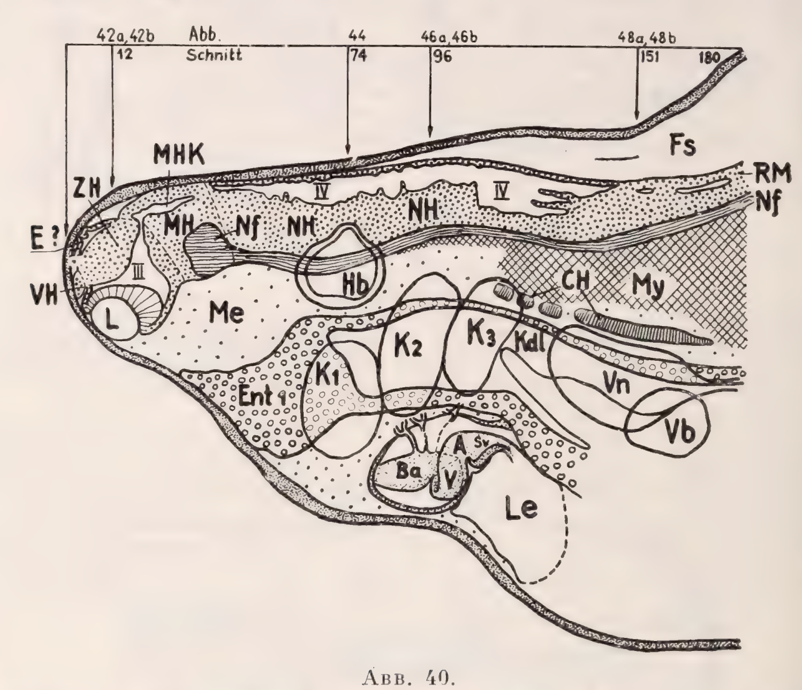


Abb. 40.

Merogon. Rekonstruktion des Kopfes. Darstellung und Vergrösserung (39 ×) wie bei Abb. 39. Neuralrohr, Chorda, Leber, Darm, Mesoderm und die anormal gelegene Muskelmasse (My) sind in medianem Sagitalschnitt dargestellt. Die übrigen Organe sind in ihren Umrissen auf diese Medianebene projiziert. E ? = vermutlich die Epiphyse, Nf = Nervenfasern, III = Ventrikel des ZH, IV = Ventrikel des NH. Übrige Abkürzungen wie in Abb. 39.

der jüngere Normalkeim (S × W 11) rekonstruiert: Abb. 37 = Gesamtübersicht, Abb. 39 = Vorderkörper.

Die Gesamtform des Merogons (Abb. 38) ist plump. Er hat einen dicken Bauchteil, einen stark nach dorsal gekrümmten Hinterrumpf und Schwanz mit breitem dorsalem und ventralem Flossensaum (FS). Wie ein Vergleich mit der Kontrolllarve (Abb. 37) sofort ergibt, sind vorderer Kopfabschnitt, Rumpf und Schwanz stark verkürzt. Die Verkrüppelung des Rumpfes

und Schwanzes steht vermutlich im Zusammenhang mit der unvollständigen Entwicklung der Chorda und der Myotome. Die Chorda ist nur im Schwanzabschnitt von normaler Grösse und Vakuolisation (CH 2). Im Rumpf bildet sie teilweise einen nicht vakuolisierten, dünnen Strang (CH 1), streckenweise fehlt sie überhaupt. In allen übrigen Merogonen ist gerade die Chorda eines der normalsten Organe.

Der Kopf hat wie bei allen übrigen Merogonen eine zugespitzte Form. Wie aus der Rekonstruktion des Vorderabschnittes (Abb. 40) hervorgeht, fehlt das Vorderhirn (VH) fast ganz. Zwischenhirn (ZH) und Mittelhirn (MH) sind in ihren Volumina unternormal. Die vordere Hirnregion zeigt also Defekte, die bei zyklopischen Keimen typisch sind (vgl. Adelmann 1936, Lehmann 1938 und 1942). Das Nachhirn (NH) ist wenigstens in den Umrissen nahezu normal. Die gestrichelten Linien geben die Grenzen der Hirnabschnitte an. Dabei ist allerdings die Grenze zwischen Zwischenhirn und Mittelhirn nicht völlig sicher anzugeben. Die Riechgruben fehlen vollständig. Die Hirnventrikel sind, wenn überhaupt gebildet, sehr unregelmässig (III = Ventrikel des ZH, IV = Ventrikel des NH). Nervenfasern (Nf) wurden wie im Kontrollkeim gebildet. Ihre parasagitale Ausdehnung ist in der Rekonstruktion als längsgestrichelte Zone auf die Sagitalebene projiziert.

Es hat sich, wie schon oben bemerkt, nur ein querovales Auge entwickelt. Dieses liegt weit vorn, median und ventral, und ist, wie eine Betrachtung von der Oralseite zeigt, grösser als ein Auge des Kontrollkeimes. In der Rekonstruktion ist es entsprechend seiner medianen Lage in Seitenansicht gezeichnet und nicht wie beim Normalkeim in Flächenansicht. Es liegt dicht unter der Epidermis, ohne diese vorzuwölben, und war deshalb am lebenden Keime nur undeutlich zu sehen.

Die Hörblasen (Hb) sind von der Epidermis abgeschnürt. Sie sind gross und liegen an den entsprechenden Stellen wie im Normalkeim.

Der merogonische Vorderdarm ist im vordersten Teil, d. h. in der mandibularen Region kompakt (Ent 1) und reicht hier wie beim Kontrollkeim nach vorn bis zur präsumptiven Mundbucht. Weiter hinten im Kiemenbereich besitzt er wie im Normalkeim ein geräumiges Lumen (Kdl). Seine Seitenwände sind an der Basis der

Kiemen verdickt und mehr oder weniger kompakt. Sein Lumen bildet seichte Kiemenbuchten. Die Verhältnisse sind denjenigen des Normalkeimes ähnlich, die Formbildung ist allerdings weniger sauber. In der Rekonstruktion sind nur die Ansatzstellen der Kiemen (K 1—3) an der Körperoberfläche angegeben.

Der Rumpf: Wie schon erwähnt ist die Chorda im Kopf und im grössten Teil des Rumpfes abnorm. Sie fehlt in der Labyrinth- und der vorderen Kiemenregion, dann bildet sie bis nahe zum Schwanzbereich einen mehrfach unterbrochenen, nicht vakuolisierten, dünnen Strang. Es haben sich nur im hintersten Rumpf- und Schwanzbereich (dort, wo eine normale Chorda vorliegt) schlecht geformte Myotome gebildet, die eine, allerdings mangelhafte segmentale Anordnung erkennen lassen. Im hinteren Kopf- und übrigen Rumpfbereich (man vergleiche hiefür die genauere Beschreibung auf S. 311, sowie die Abb. 46 *a*, 48 *a*, 48 *b* und 50) liegt die Hauptmuskelmasse, in Abbildung 40 mit gekreuzter Schraffur eingezeichnet, statt Neuralrohr und Chorda zu flankieren, zwischen dem Neuralrohr und der stark ventral liegenden anormalen Chorda.

Eine Herzanlage mit Pericard wurde gebildet. Sie ist, offenbar durch Fixation und Entwässern, besonders stark eingefallen, was aus der Schnittserie im Vergleich zur Lebendphotographie hervorgeht. Im Leben dürften die Grössen der Herzanlagen von Merogon und Kontrollkeim nicht so stark differiert haben, wie die Rekonstruktionen angeben. Die Vorderbeinanlagen wurden entsprechend denen des Normalkeimes gebildet. Sie bestehen aus verdickter Epidermis und einem linsenförmigen Mesodermalbereich (vergl. Abb. 48 *a*, Vb).

Eine genaue Beschreibung der meisten Organe wird im Abschnitt *d*) gegeben.

c) *Merogonienachweis.*

Der Merogonienachweis ist durch Chromosomenzählungen und Kerngrössenmessungen erbracht. Es konnte an Kernteilungen mehrerer Organe (Epidermis, Rückenmark und Kiemen) die Chromosomen gezählt werden: 3-mal ca. 14 Elemente. Die Kerngrössen sind in Tabelle 9 für zahlreiche Organe zusammengestellt. Es wurden für den Vergleich mit diploiden Kerngrössen jeweilen die Quadrate (d^2) und Kuben (d^3) der Durchmesser berechnet. Die

diploiden Werte beziehen sich auf den Keim S×W 11. Die Messtechnik ist auf Seite 247 beschrieben.

TABELLE 9. — *Kerngrössen des Merogons und des diploiden Kontrollkeimes.*

Organ	Keim	Zahl der Kerne	Kerngrösse		
			d	d^2	d^3
Hirn	Haploider Keim	19	7,65	*58,5*	448
	Diploide Kontrolle	19	10,5	*110,3*	1158
Augenbecher	Haploider Keim	14	8,6	73,9	636
	Diploide Kontrolle	14	10,6	112,4	1191
Epidermis	Haploider Keim	24	8,0	64	*512*
	Diploide Kontrolle	24	10,4	108,1	*1124*
Augenlinse	Haploider Keim	9	9,4	*88,4*	831
	Diploide Kontrolle	9	12,9	*166,4*	2146
Hörblase	Haploider Keim	12	8,3	68,9	571
	Diploide Kontrolle	12	10,9	118,8	1294
Chorda	Haploider Keim	15	12,3	*151,2*	1860
	Diploide Kontrolle	15	16,9	*285,6*	4827
Niere	Haploider Keim	12	10,56	111,5	1177
	Diploide Kontrolle	12	12,9	166,4	2146

Nach diesen Zahlen verhalten sich wie in Beispiel 3 die Kernoberflächen von Hirn und Chorda und überdies diejenige der Augenlinse ungefähr proportional den Chromosomenzahlen. Bei der Epidermis dagegen entsprechen ihnen ebenfalls wie in Beispiel 3 die Kernvolumina. Auch bei den Kernen von Augenbecher und Nieren scheint sich die Proportion annähernd auf die Kernvolumina zu beziehen. Bei der Hörblase steht die Kerngrösse zwischen d^2 und d^3.

d) *Beschreibung der einzelnen Organe.*

(Die Lage der einzelnen abgebildeten Schnitte ist in den Rekonstruktionen Abb. 37—40 eingetragen.)

Die Epidermis.

Die Epidermis des Kontrollkeimes ist meist zweischichtig. Im Kopfbereich hat die äussere Schicht vorwiegend

kubische, die innere flachere Zellen von länglich-ellipsoidischer Form. In Abbildung 43 bildet die Epidermis (Ep 1) rechts vom Labyrinth ein Beispiel für diesen Bau. Dorsal über dem Hirn, besonders deutlich über dem ganzen Nachhirn ist auch die äussere Zellschicht flach, und die Haut ausserordentlich verdünnt (vergl. Abb. 43, Ep 2). Auf der Ventralseite in der Herz-, Leber- und Vornierenregion bilden beide Schichten zusammen ein dünnes Plattenepithel (Abb. 45 und 47, Ep 2), das sich auf der Ventralseite bis in die Schwanzregion erstreckt. Die mehr lateral und besonders die dorsal gelegene Epidermis dieser Region weist in beiden Schichten wieder vorwiegend kubische Zellen auf.

Die Epidermis des Merogons ist durchschnittlich dicker als in der Kontrolle. Instruktiv hiefür ist ein Vergleich der Epidermis von Abb. 47 und 48 *a*, wo die Normalepidermis trotz fast doppelter Vergrösserung kaum dicker ist als diejenige des Merogons. Die merogonische Epidermis ist ebenfalls meist zweischichtig, zeigt aber weniger mannigfaltigen Charakter. Beide Schichten besitzen grösstenteils Zellen von kubischer Form (z. B. Abb. 50, 51 und 52, Ep). Auch hier ist vom Herzbereich an nach hinten die ventrale Epidermis dünner, indem wenigstens die innere Schicht aus flachen Zellen besteht, während im Gegensatz zum Kontrollkeim die äussere Schicht auch hier grosse kubische Zellen aufweist. Dorsal über dem Nachhirn sind die Zellen beider Schichten, besonders aber die der inneren abgeflacht (Abb. 46 *b*), bilden aber nirgends das typische dünne Plattenepithel von Abb. 43 (Ep 2) des Normalkeimes.

Die Formbildung des Epidermisgewebes ist also im Merogon weniger ausgeprägt und etwas gehemmt. Die einzelnen Zellen sehen histologisch normal aus. Der Abbau der Dotterschollen ist in beiden Keimen ungefähr gleich weit fortgeschritten, ca. 50 bis 60% der Epidermiszellen sind dotterfrei. Die übrigen haben mit Ausnahme einiger, meist in der äusseren Zellschicht gelegenen grosser, noch dotterreicher kubischer Zellen nur mehr vereinzelte Dotterschollen.

In gleichgrossen Bereichen enthält die merogonische Epidermis, wie an der Zahl der stärker zusammengedrängten Kerne leicht festgestellt werden kann, viel zahlreichere, aber kleinere Zellen als die diploide Epidermis. Instruktiv sind hiefür wieder die Abbildungen 43 und 44. Die Kernzahl ist hier auf gleichen Epidermisstrecken ungefähr doppelt so gross. Die geringere Zellgrösse wird durch die Zellenzahl kompensiert.

Die tiefere Zellschicht der Merogonepidermis hat wie diejenige des Kontrollkeimes Sinnesknospen gebildet, allerdings in geringerer Anzahl. Ihre Zellen sind wie im Normalkeim (vgl. LÜTHI 1938, S. 429) mehr oder weniger deutlich in einer nach aussen konkaven Mulde angeordnet. Diese Sinnesknospen sind deutlich kleiner als diejenigen des Normalkeimes. Sie enthalten durchschnittlich gleichviel, aber kleinere Zellen. Die Regulation auf Normalgrösse durch erhöhte Zellenzahl ist somit bei diesem Organ, trotz der dickeren Epidermis nicht zustande gekommen.

Der Prozentsatz an Mitosen ist bei der merogonischen ähnlich demjenigen der diploiden Epidermis: im Merogon 100 : 0,7; im Kontrollkeim 100 : 0,9. Die Kerne der Merogonepidermis sind gesund. Pyknotisches Kernmaterial ist äusserst selten zu finden.

Das Neuralrohr.

Wie schon in Beispiel 3, und wie in der Übersichtsbeschreibung (S. 297) schon bemerkt wurde, fehlt auch hier das Vorderhirn fast vollständig und fehlen die Riechgruben ganz. Zwischenhirn (ZH) und Mittelhirn (MH) sind besser, aber doch auch unternormal entwickelt. Das Nachhirn (NH) und das Rückenmark (RM) stehen, wie die Rekonstruktion und die Schnitte zeigen, dem Normalkeim an Höhendurchmesser nach, kompensieren jedoch nach der Breite. Infolgedessen sind sie in den Querschnitten ungefähr flächengleich. Das Neuralrohr des Merogons hat ungefähr in gleichem Masse wie der Kontrollkeim Nervenfasern (Nf) gebildet. Anordnung der Ganglienzellen und Bildung der Ventrikel sind durchweg abnorm.

Über das Zwischenhirn des normalen Kontrollkeimes und des Merogons orientieren die Abbildungen 41, 42 *a* und 42 *b*. Abbildung 41 gibt für den Normalkeim im unteren Bildteil etwas mehr als eine Zwischenhirnhälfte (ZH) und das Auge der einen Seite wieder. Wir finden in diesem Hirnabschnitt ein ziemlich dünnes, ein- bis zweischichtiges Dach, an dieses anschliessend dicke, symmetrische seitliche Wülste, die Thalami optici (ZH.Th), mit ziemlich deutlich radiär angeordneten Kernmassen und niedriger äusserer Faserschicht. Dann folgt, in der Abbildung schwach angeschnitten, der Ansatz der Augenstiele (N opt), endlich, in der Abbildung nicht deutlich, die ventral wiederum aus zwei schwächeren, symmetrisch angeordneten Wülsten bestehende Basis. Zentral liegt

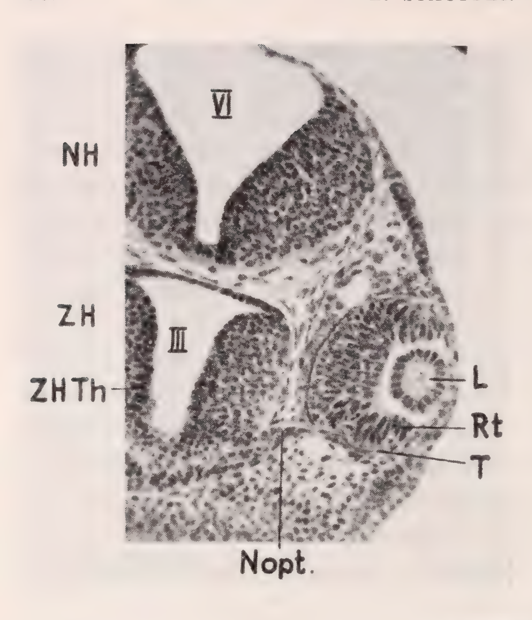


Abb. 41.

Normalkeim S × W 11. Schnitt durch Zwischenhirn (ZH) mit Auge und vorderster Nachhirnregion (NH). L = Linse, N opt = Nervus opticus, Rt = Retina, T = Tapetum, ZHTh = Thalami optici, III = Ventrikel des ZH, IV = Ventrikel des NH. Vergr. 104 ×.

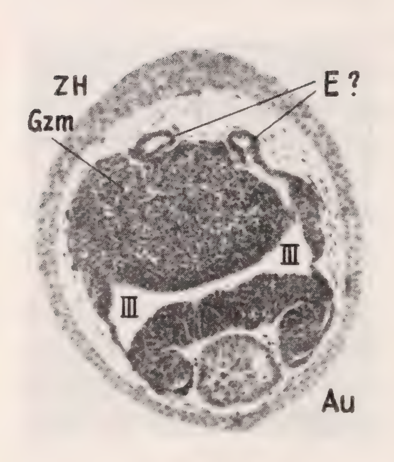


Abb. 42 *a*.

Merogon (S) × W 10. Schnitt durch das grosse, ovale zyklopische Auge (Au). Das Zwischenhirn (ZH) bildet eine kompakte Ganglienzellmasse (Gzm). Möglicherweise sind die mit E ? bezeichneten Anhänge die Epiphysen. III = Ventrikel des Zwischenhirns. Vergr. 104 ×.

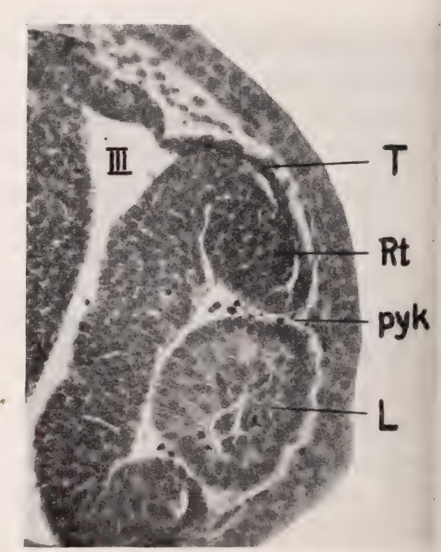


Abb. 42 *b*.

Merogon. Vergrösserte Darstellung des in Abb. 42 *a* abgebildeten zyklopischen Auges. L = Linse, pyk = pyknotische Kerne, Rt = Retina, T = Tapetum, III = Ventrikel des Zwischenhirns. Vergr. 190 ×.

der geräumige dritte Ventrikel (III). Der Augenbulbus ist in dem abgebildeten Schnitt median getroffen.

Abbildungen 42 *a* und 42 *b* geben Querschnitte durch die Zwischenhirnregion und das ihr zugehörende zyklopische Auge des Merogons. Statt der symmetrischen getrennten Thalami optici ist nur eine einheitliche kompakte Ganglienzellmasse (Gzm) vorhanden. Ein deutliches Dach über ihm ist nur unsicher abgrenzbar. Möglicherweise sind die dorsalen kleinen Anhänge als Epiphyse (E ?) zu deuten. Die Wände zu beiden Seiten der Ganglienmasse sind ziemlich dünn und gehen direkt, ohne Bildung eines verengten Augenstiels, in die Pigmentschicht (T) des Auges über.

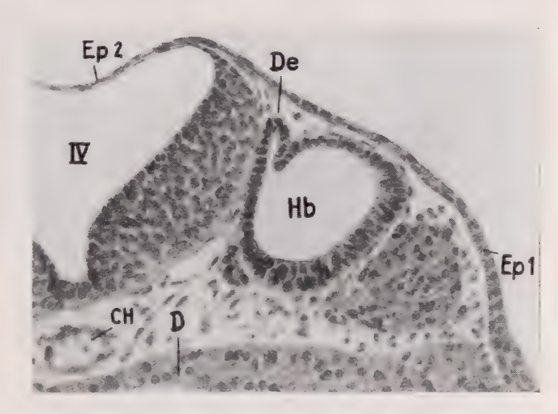


Abb. 43.

Hörblase des Normalkeimes S × W 11. De = Ductus endolymphaticus, CH = Chorda, Ep 1 = seitliche dickere, Ep 2 = dorsale dünne Epidermis, IV = Ventrikel des Nachhirns. Vergr. 100 ×.

Es ist ein geräumiger Ventrikel (III) vorhanden. Er wird ventral durch die Retina (Rt), dorsal durch die Ganglienzellmasse, seitlich durch die dünneren Seitenwände des Zwischenhirns und nach hinten, in der Abbildung nicht getroffen, durch die Ganglienmassen des Mittelhirnes begrenzt.

Für die nähere Beschreibung des Auges siehe Seite 308.

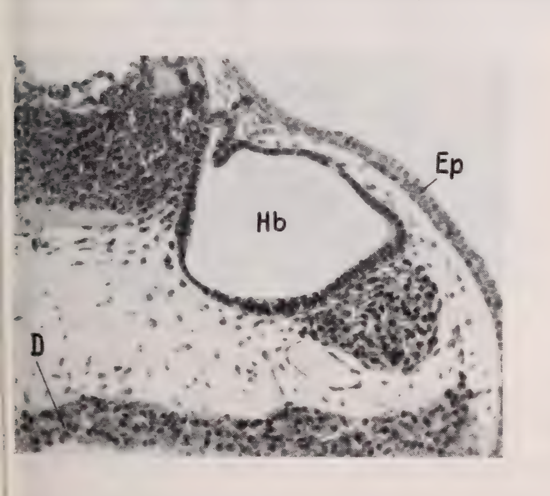


Abb. 44.

Hörblase des Merogons (S) × W 10. Gleiche Vergr. wie Abb. 43 (100 ×).

Das M i t t e l h i r n des Merogons (vgl. Abb. 40) besteht fas nur aus Ganglienmasse. Es hat zunächst, anschliessend an de dritten Ventrikel, noch ein enges, dorsal gelegenes Lumen (MHK) das sich weiter hinten verliert. Im hinteren Teil der Mittelhirnbasi sind grosse Nerven faser-Bereiche entwik kelt, die in das Nach hirn weiterlaufen.

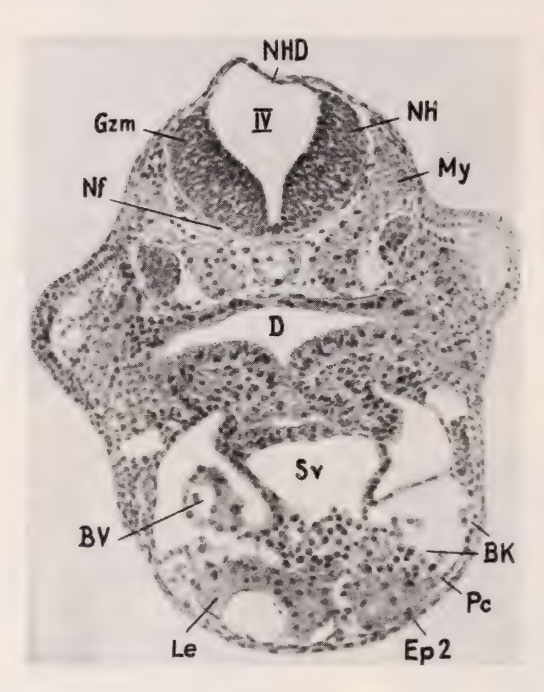


ABB. 45.

Normalkeim S×W 11. Querschnitt durch das Nachhirn (NH) und hinterste Herzregion. BK = Blutkörperchen, BV = Übergangsbereich zwischen Ventrikel und Bulbus art., D = Darm, Ep 2 = dünneEpidermis, Gzm = Ganglienzellmasse, Le = Leber, My = Myotome, Nf = Nervenfasern, NHD = Nachhirndach, Pc = Pericard, Sv = Sinus venosus, IV = Ventrikel des NH. Vergr. 61 ×.

Das N a c h h i r des n o r m a l e n Kei mes (man vergleich hiefür Abb. 43 und 45 hat einen rundliche Querschnitt mit eine grossen, regelmässige den dorsalen Teil ein nehmenden Ventrikel lumen (IV). Sein Dac (NHD) besteht, vo der Epidermis abge sehen, aus einer ein zigen Zellschicht. Di Seitenwände sind star verdickt und bestehe jede aus einer dichten nach dem Ventrikel z deutlich radiär geord neten Ganglienzell-un -kernmasse (Gzm) durch die der Ventrike von beiden Seiten he eingeengt wird. Nac aussen haben dies beiden Seitenwülste eine dünne, in der Mediane verbundene un bis in die Mitte des Gesamtquerschnittes hinaufreichende Faser schicht (Nf) ausgebildet.

In den Abbildungen 44, 46 *a* und 46 *b*, sind Querschnitte durc die Nachhirnregion des M e r o g o n s wiedergegeben. Der Ge samtumriss ist breitoval. Dach (Abb. 46 *b*, NHD), Seitenwänd

und basaler Teil sind auch hier stark verschieden, aber in hohem Grade pathologisch. Erstere werden von einer äusserst dünnen Haut gebildet. Im basalen Bereich dagegen breitet sich eine grosse, sehr zellenreiche, nach innen locker begrenzte Masse von Ganglienzellen (Gzm) aus, die in Abbildungen 46 *a* und 46 *b* als Ganzes, in Abbildung 44 aber nur

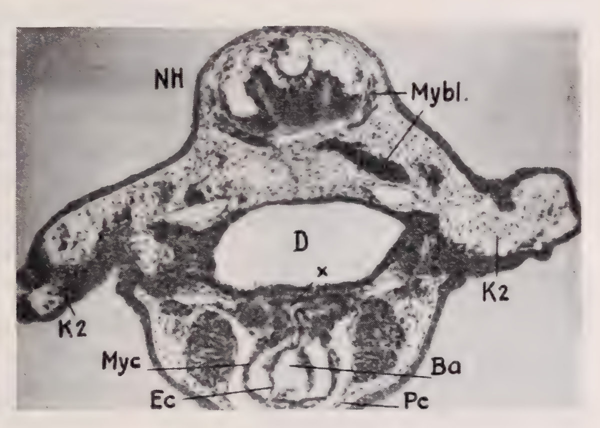


ABB. 46 *a*.

Merogon (S) × W 10. Ein, Abb. 45 entsprechender Schnitt, jedoch die vordere Herzregion mit Bulbus arteriosus (Ba) treffend. K 2 = 2. Kiemenpaar, Mybl = Myoblasten, x = die wahrscheinliche Abgangsstelle eines Kiemengefässpaares. Übrige Bezeichnungen wie Abb. 45. Vergr. 42 ×.

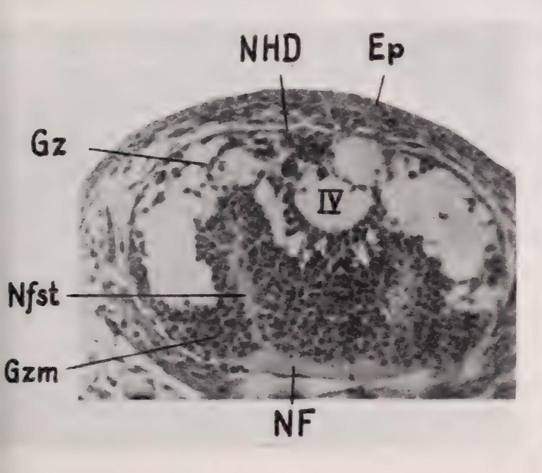


ABB. 46 *b*.

Nachhirn des Merogons mit kernreicher basaler Ganglienzellmasse (Gzm), dünnem Dach (NHD) und Seitenwänden. Der unregelmässige Nachhirnventrikel (IV) ist von Ganglienzellgruppen (Gz) durchsetzt. Ausser dem basalen Nervenfaserbereich (Nf) wurden auch anormale Faserstränge (Nfst) nach innen gebildet. Vergr. 104 ×.

im unteren rechten Quadranten abgebildet ist. Die Ventrikelhöhle (IV) ist äusserst unregelmässig begrenzt und zudem von einzelnen Ganglienzellgruppen (Gz) durchsetzt. Die basale Zellmasse dürfte den beiden seitlichen Wülsten des normalen Nachhirns entsprechen. Ihre Kernzahl ist, verglichen mit den normalen Wülsten, deutlich grösser, die typische Form aber in keiner Weise erreicht. Gegenüber der man-

gelnden Formbildung ist die Histogenese wesentlich besser. Auch im Merogon wurde wie im Normalkeim eine basale, und sogar sehr umfangreiche Fasermasse (Nf) gebildet, ausserdem noch zwei deutliche innen verlaufende Faserstränge (Nfst), die sich durch eine Reihe von Schnitten weiterziehen, im normalen Nachhirn jedoch kein Äquivalent haben.

Den Bau des Rückenmarkes zeigen die sich entsprechenden Abbildungen 47 (Kontrollkeim) und 48 *a* und 48 *b* (Merogon). Alle drei Figuren enthalten das Rückenmark (RM) im Querschnitt der Vornierenregion. Es hat im Normalkeim (Abb. 47) einen rundlichen Querschnitt mit seitlichen symmetrischen Ganglienzellmassen (Gzm) und zwischen diesen ein senkrechtes spaltförmiges Lumen. Die inneren nahe am Lumen gelegenen Kerne sind länglichoval und deutlich radiär geordnet. Die mehr aussen gelegenen Kerne sind rundlich und zeigen kaum radiäre Anordnung. Nervenfasern (Nf) beginnen sich an den Rändern der beiden ventralen Quadranten zu bilden. Die Dotterschollen sind zum Teil abgebaut.

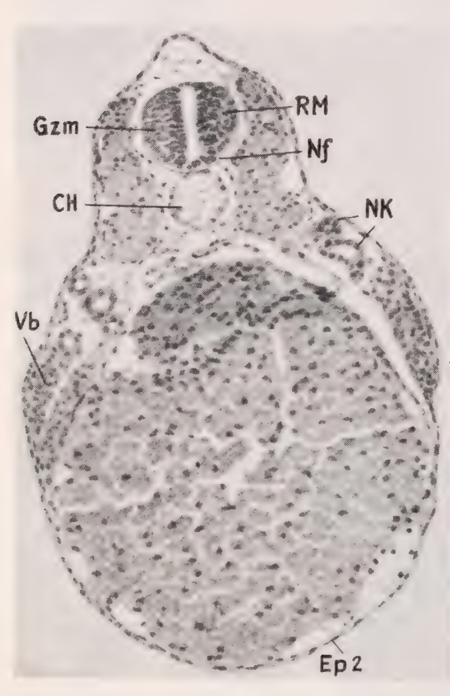


Abb. 47.

Normalkeim S×W 11. Schnitt durch den Vornierenbereich (NK) und die Vorderbeinknospe (Vb). Abkürzungen wie Abb. 45. Vergr. 61 ×.

Der Querschnitt des merogonischen Rückenmarks (Abb. 48 *a* und 48 *b*) ist flachoval. Es ist eine ziemlich kompakte Ganglienzellmasse (Gzm) vorhanden, die jedoch keine Sonderung in symmetrische seitliche Wülste besitzt. Im vorliegenden Schnitt ist ein primitives, rundliches Lumen ausgebildet, das sich jedoch schon nach wenigen Schnitten verliert, um dann wieder streckenweise aufzutreten. Die normale hochgestellte Form eines durchgehenden Rückenmarkkanals hat sich nirgends entwickelt.

An Zellenzahl übertrifft der Querschnitt des merogonischen Rückenmarks den normalen Vergleichsquerschnitt erheblich, eine Erscheinung, die bei dem vorliegenden Keim schon für die Epidermis und in geringerem Grade auch für das Nachhirn festgestellt wurde. Die Kerne sind noch grösstenteils rundlich und nur um das Lumen schwach radiär angeordnet. Der Dotter ist noch stärker als im Kontrollrückenmark erhalten. An der Basis des Querschnittes hat sich eine ziemlich grosse mediane Nervenfasermasse (Abb. 48 *b*, Nf) gebildet.

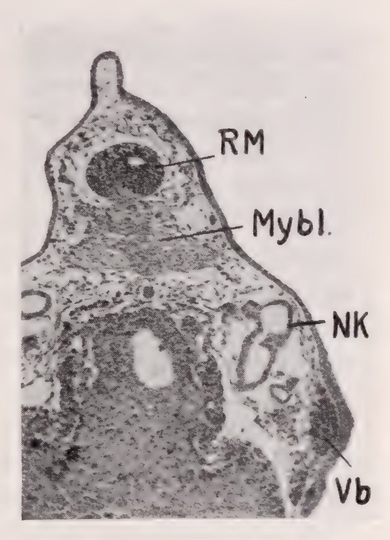


Abb. 48 *a*.

Merogon (S) × W 10. Schnitt durch die Region der Vornieren (NK). Mybl = anormaler Myoblastenkomplex, RM = Rückenmark, Vb = Vorderbeinknospe. Vergr. 46 ×.

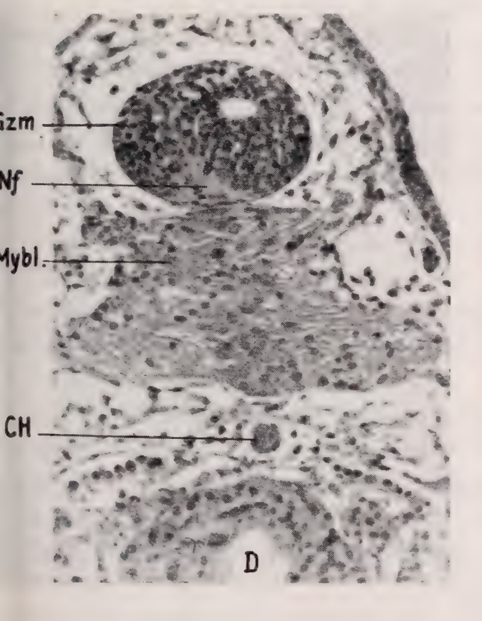


Abb. 48 *b*.

Merogon. Vergrösserter Ausschnitt aus Abb. 48 *a* mit Rückenmark, Darm (D), schlecht gebildeter Chorda (CH) und dem anormalen, zwischen Chorda und Darm liegenden Myoblastenkomplex (Mybl). Gzm = Ganglienzellmasse des Rückenmarks, Nf = Nervenfasern. Vergr. 117 ×.

In der hinteren Rumpf- und Schwanzregion des Merogons ist der Rückenmarkstrang, wie der horizontale Längsschnitt der Abbildung 51 zeigt, sehr unregelmässig ausgebildet. Er enthält plumpe dickere und dünnere Strecken. In der hintersten Schwanzspitze ist (in Abb. 51 nicht getroffen) eine gewisse Verdoppelung eingetreten, indem das Rückenmark hier zwei Lumina enthält, um die sich die Ganglienzellen gruppieren, sodass auf eine kurze Strecke

zwei beinahe gesonderte Neuralstränge nebeneinander verlaufen. Der Rückenmarksbereich der diese Verdoppelung aufweist ist in Abbildung 38 angegeben. Richtigerweise müssten zwar hier die beiden Neuralstränge n e b e n e i n a n d e r und nicht übereinander, wie es der leichteren Darstellung wegen gezeichnet wurde, verlaufen.

Die Mitosenhäufigkeit scheint im merogonischen Rückenmark normal, auf alle Fälle aber nicht gehemmt zu sein. Genauere Zählungen wurden an Querschnitten auf der Höhe der Vornieren ausgeführt. Auf einen merogonischen Schnitt fallen im Mittel 2,9 Mitosen, gegen 2,1 im Kontrollkeim.

Über die Kernpyknose im merogonischen Neuralrohr geben folgende Zahlen Auskunft: Im Vorderhirn kommen auf 100 gesunde 5 kranke Kerne; Zwischenhirn 100 zu 13; Mittelhirn 100 zu 17; Nachhirn, vorderster Bereich (bis ca. Schnitt 55) 100 : 12, weiter hinten nur noch ca. 100 : 5; Rückenmark 100 : 6.

Diese Zahlen sind Mittelwerte die sich aus Zählungen von ganzen Querschnitten ergeben. Es ist zu bemerken, dass besonders die im merogonischen Zwischenhirn und Mittelhirn peripher gelegenen Zonen wesentlich weniger Kernpyknose aufweisen als die zentral gelegenen. Pyknotische Kerne die sich in den Lumina befinden sind nicht mit eingerechnet worden.

Die Augenanlagen.

Zur Erläuterung der Augenanlagen kann für den Normalkeim Abbildung 41, für den Merogon Abbildungen 42 *a* und 42 *b* dienen. In Abbildung 41 ist das eine seitliche, normale, in Abbildung 42 *a* und 42 *b* das zyklopische Auge des Merogons abgebildet.

Die Augenanlagen des K o n t r o l l k e i m s haben das Stadium des noch einfach gebauten, vertieften Augenbechers erreicht. Die Retina (Rt) hat ca. acht Zellschichten mit meistens länglichen, radiär gestellten Kernen. Die Bildung von Nervenfasern hat speziell an der Stelle des zukünftigen Opticus begonnen. Das Tapetum (T) liegt der Retina dicht an. Es ist einschichtig. Seine Zellen enthalten schwarzes Pigment. Das Linsenbläschen (L in Abb. 41) ist abgeschnürt und hohl, seine Wandung einschichtig und an der Innenseite schwach verdickt.

Beim M e r o g o n wurde, wie schon in der Übersicht erwähnt, ein grosses z y k l o p i s c h e s ovales Auge gebildet. Der kurze

Durchmesser liegt in der Sagitalebene, der lange in der abgebildeten Querschnittsebene (Abb. 42 *a* und 42 *b*). Sein Volumen verhält sich zum Volumen eines normalen Einzelauges wie 5 : 3. Trotz der Zyklopie hat sich ein gut entwickelter, vertiefter Augenbecher mit einer Retina (Rt) von ca. acht Ganglienzellschichten mit rundlichen Kernen gebildet. Die Zellen dieser Retinamasse zeigen allerdings im Gegensatz zu den Kontrollaugen eine etwas geringere radiäre Anordnung. Nervenfasern fehlen, ebenso eine Opticusanlage, was vielleicht im Zusammenhang damit steht, dass sich kein verengter Augenstiel gebildet hat. Das Tapetum (T) ist nur in den Randbereichen ausgebildet. Seine Zellen sind etwas plumper als in den Kontrollaugen und haben bräunliches Pigment.

Die Linse (L) des Merogons ist etwas weiter als im Kontrollkeim differenziert. Sie besteht zwar auch noch aus einem Linsensäckchen, doch hat dieses gegen den Augenbecher hin schon eine verdickte, unregelmässige mehrschichtige Wandung, die Anlage der Linsenfasern.

Augenbecher und Linse weisen in beiden Keimen nur vereinzelte Mitosen auf. Beide sind im Merogon nur schwach pyknotisch. Ziemlich viele pyknotische Kerne (pyk) liegen im Hohlraum zwischen Augenbecher und Linse. Einzelne liegen neben gesunden Kernen auch im Linsenlumen selbst.

Das Volumen der ganzen Augenanlage verhält sich im Kontrollkeim zum Linsenvolumen wie 15 : 1, beim Merogon wie 12 : 1. Die merogonische Linse (die, wie oben bemerkt, etwas weiter entwickelt ist) ist also relativ zu gross.

Die Hörblase.

Der Kontrollkeim hat eine noch einfache und wenig differenzierte, vom Ektoderm abgeschnürte Hörblase gebildet (Abb. 43, Hb). Bogengänge fehlen noch. Der Entwicklungsgrad entspricht ungefähr dem von Birkmann (1940, S. 464) für *Triton* beschriebenen Stadium 2. Die Anlage des Ductus endolymphaticus (De) ist länglich, schmal und in seiner Wandung einschichtig. Auch der an den Ductus anschliessende Teil der Hörblase selbst ist einschichtig, während die etwa doppelt so dicke Basis aus zwei Zellschichten mit länglich-radiär gestellten Elementen besteht, wie Abbildung 43 aus der Lagerung der Kerne deutlich erkennen lässt. Die Dotterschollen sind fast ganz verschwunden.

Die Hörblasen des Merogons (Abb. 44) sind etwas grösser und vor allem dünnwandiger als diejenigen des Kontrollkeimes. Die Wandstärke ist nur halb so gross wie normal. Der Ductus endolymphaticus entspricht demjenigen im normalen Keim. Die Seitenwände und die Basis der einen Hörblase (Abb. 44) sind zwar verdickt, dabei jedoch einschichtig geblieben. Auch hier haben die Kerne längliche Form angenommen und sind radiär angeordnet. In der anderen, nicht abgebildeten Blase, ist die Verdickung auf einen kurzen Basisbereich beschränkt.

Die meisten Zellen enthalten hier noch Dotterschollen. Der Dotterabbau ist somit gegenüber dem Kontrollkeim noch deutlich rückständig. Dagegen ist die Formbildung und die Differenzierung, abgesehen von der Zweischichtigkeit der späteren Sinnesbezirke, normal.

Die Hörblasen sind gesundkernig und gehören zu den bestentwickelten Merogon-Anlagen.

Die Chorda.

Die Chorda des Kontrollkeimes ist ein Strang mit rundlichem Querschnitt. Sie unterlagert das Neuralrohr, wie die Rekonstruktion Abb. 37 erkennen lässt, von der Höhe der Gehörblase bis in die Schwanzspitze. Abbildungen 43, 45 und 47 geben Querschnitte, Abbildung 49 einen Längsschnitt der normalen Chorda wieder; Abbildungen 43 und 45 aus der Nachhirnregion, Abbildung 47 aus der Vornierenregion, und Abbildung 49 aus dem hinteren Rumpf und vorderen Schwanzbereich. Alle vier Bilder zeigen den schon fortgeschrittenen Vakuolisationsgrad. Die Zellen, vor allem die zentraler gelegenen, sind blasig, die Kerne unregelmässig bis rundlich. Sie liegen überwiegend peripher. Die Dotterschollen sind wenig zahlreich, sie füllen im Rumpfabschnitt (Abb. 47 und 49) noch durchschnittlich 1/4 bis 1/5, im hinteren Kopfbereich noch etwa die Hälfte des Chordaquerschnittes, und zwar vor allem die randlichen noch weniger vakuolisierten Zellen aus. Das zu hinterst gelegene Chordastück des kurzen Schwanzes ist kaum vakuolisiert und weist noch viele Dotterschollen auf. Hier sind die Kerne und ebenso die Zellen selbst noch flach scheibenförmig und liegen wie die Münzen in einer Geldrolle hintereinander.

Wie schon bei der Besprechung der Rekonstruktion auf Seite 297 erwähnt wurde, ist im Merogon eine vakuolisierte, gut ent-

wickelte Chorda nur im hinteren Rumpf- und im anschliessenden grösseren Schwanzbereich zu finden. Abbildung 52 gibt einen Teil dieser Region im Längsschnitt wieder. Der Schnitt trifft das Rückenmark (RM) und im hintersten Teil, allerdings in schräger Richtung auch die Chorda (CH). Vakuolisierung und geringer Dottergehalt sind hier gleich wie im Normalkeim.

Im hinteren Schwanzabschnitt ist der vordere Chordateil wie in der Kontrolle ein noch nicht vakuolisierter dotterreicher Strang mit Geldrollenstruktur. In der Schwanzspitze sind nur noch unsicher zerstreute chordaähnliche Gewebe zu finden. Dies ist der Abschnitt, in dem das Neuralrohr verdoppelt ist.

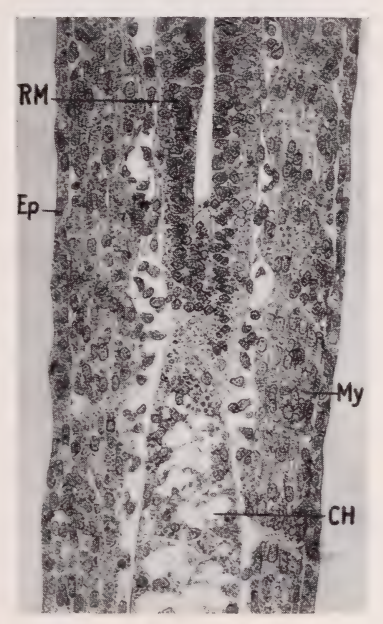


ABB. 49.

Normalkeim S×W 11. Längsschnitt durch die hintere Rumpf- und vordere Schwanzregion. CH = Chorda, Ep = Epidermis, My = Myotome, RM = Rückenmark. Vergr. 117 ×.

Im Kopf und im grössten Teil des Rumpfes ist die merogonische Chorda nur ein dünner, mehrfach unterbrochener, nicht vakuolisierter Strang, der dicht über der Darmwand, dagegen ziemlich weit unter dem Neuralrohr liegt. Für diese Ausbildung gibt der Schnitt von Abbildungen 48 *a* und 48 *b* ein Beispiel. Der Raum zwischen Neuralrohr und Chorda ist grösstenteils von unregelmässig quergestellten Muskelzellen erfüllt. (Abb. 50). Diese sind auf Seite 312 genauer beschrieben.

Die Kerne der Merogonchorda sind gesund. Mitosen sind in den Chorden beider Keime nur sehr selten.

Die Myotome.

Rumpf- und Schwanzbereich (Längsschnitte). — Der Bau der Myotome sowie die Differenzierung der Muskelzellen kann auf den horizontalen Längsschnitten des Rumpfes und Schwanzes besser

untersucht werden als auf den Querschnitten der Kopfregion. Wir stellen deshalb die Beschreibung der Längsschnitte voraus.

Der Kontrollkeim enthält in diesem Bereich von der Mitte der Beinknospe an jederseits 26 durch Septen voneinander deutlich getrennte regelmässige Myotome, von denen 18 zum Rumpf, die übrigen zur Schwanzregion gehören. Ein Teil der Rumpf- und der vordersten Schwanzsegmente ist in Abbildung 49 wiedergegeben. Sie bestehen aus parallel angeordneten, lang-spindelförmigen Myoblasten, die zuweilen das ganze Segment durchziehen. Die Muskelzellen selbst sind mehrkernig und haben die ersten Fibrillen gebildet, enthalten aber noch zahlreiche Dotterschollen. Die vorderen Schwanzmyotome sind kürzer, rundlicher und haben noch Myoblasten ohne Fibrillen. Die vier hintersten Segmente der Schwanzspitze bilden noch rundliche bis ovale Zellpakete, wo die Histogenese der Myoblasten noch nicht begonnen hat.

Abb. 50.
Merogon (S) × W 10. Längsschnitt durch die zwischen Rückenmark und Chorda gelegene Muskelmasse des Rumpfes (genaue Schnittlage vergl. Rekonstruktion Abb. 38). Ep = Epidermis. Vergr. 104 ×.

Der Rumpfbereich des Merogons zeigt in den Myotomen ein ausserordentlich wirres Bild. Abbildung 50 stellt ein Stück aus einem Längsschnitt in der vorderen Rumpfregion dar (genaue Lage siehe Rekonstruktion, Abb. 38). Der Raum zwischen Neuralrohr und der viel weiter ventral liegenden schlecht entwickelten Chorda ist hier von einer Muskelmasse stark durcheinander geschobener Myoblasten erfüllt. Diese zeigen an den spindelförmigen Enden auch Fibrillen. In der Form sind sie etwas plumper, in der Länge und im Dottergehalt ungefähr den Normalmyoblasten der hintersten Rumpfregion gleich. Diese Myoblasten haben sich unordentlich zu wirr durcheinander geschobenen, in den verschiedensten Richtungen orientierten Bündeln gruppiert. Auch zu beiden Seiten des Neuralrohrs ist die Anordnung der Myotome

dort, wo die Chorda fehlt, sehr mangelhaft (Abb. 51, My). Nur in der hintersten Rumpfregion, wo die Chorda normal entwickelt ist (Abb. 52), ist die segmentale Anordnung deutlicher.

Kopf- und vorderster Rumpfbereich (Querschnittserie). — Wir beschränken uns in der Beschreibung der Muskulatur im Kopfabschnitt auf die chordale hintere Region. Hier flankieren im Kontrollkeim, wie in Abbildung 45 zu sehen ist, die Myotome (My) mit dem dorsalen Abschnitt das Nachhirn, mit dem ventralen die Chorda. Ähnliche Verhältnisse gelten für die vorderste Rumpfregion auf der Höhe der Vorniere und der Vorderbeinknospen (Abb. 47). In allen diesen Abschnitten bestehen die Myotome aus Myoblasten, deren Fibrillenbildung begonnen hat, die aber noch zahlreiche Dotterschollen enthalten.

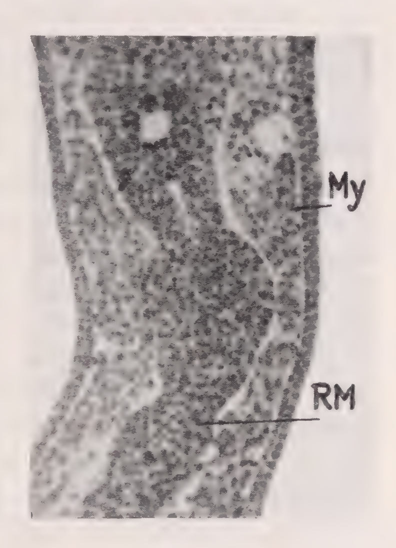


ABB. 51.
Merogon (S) × W 10. Horizontaler Längsschnitt durch die hintere Rumpfregion. Der unregelmässige Rückenmarkstrang (RM) ist von unordentlichen Myotomen (My) flankiert. Vergr. 104 ×.

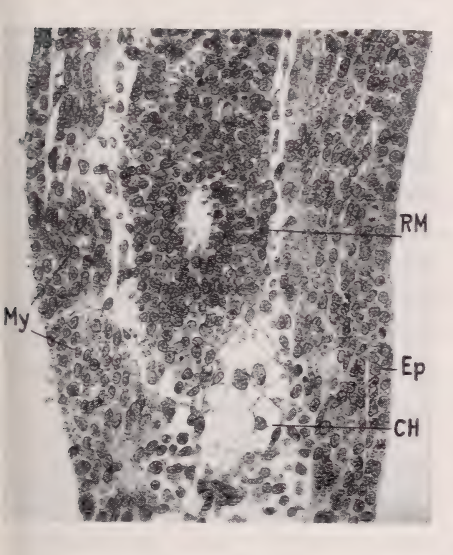


ABB. 52.
Merogon (S) × W 10. Längsschnitt entsprechend Abb. 49, aber etwas stärkere Vergrösserung (152 ×), mit der im hinteren Keimbereich normalen, stark vakuolisierten Chorda (CH). Hier ist auch eine schlechte segmentale Anordnung der Myotome (My) erkennbar. Ep = Epidermis, RM = Rükkenmark.

Beim merogonischen Keim ist die Muskulatur des Kopfes und Vorderrumpfes in ähnlicher Weise gestört wie im mittleren längsgeschnittenen

Rumpfbereich. Dicht hinter der Labyrinthregion (Abb. 46 *a*) liegen den Seiten des Neuralrohres Bündel von Zellen an, die ihrer Lage nach als unentwickelte Myoblasten (Mybl) anzusprechen sind. Sie sind spindelförmig und dotterreich, haben aber noch keine Fibrillen gebildet. Nach hinten gehen sie in den anormalen, medianen, grossen Myoblastenkomplex zwischen Neuralrohr und Chorda über, der aus quergestellten Elementen mit Muskelfibrillen besteht und in Abbildungen 48 *a* und 48 *b* wiedergegeben ist. In weiter hinten folgenden Querschnitten ist dieser Bereich um ein Drittel grösser und bildet ausserdem myotomartige Flügel zu beiden Seiten des Rückenmarks. Auch hier liegt aber die Hauptmasse des Myoblastenmaterials, statt die Chorda und das Neuralrohr zu flankieren, zwischen diesen beiden Organen.

Das merogonische Muskelgewebe ist in allen Regionen nur schwach pyknotisch. Auf hundert gesunde fallen durchschnittlich ein bis zwei pyknotische Kerne.

Für die merogonische Muskulatur kann somit zusammenfassend folgendes festgestellt werden: In quantitativer Hinsicht ist die Bildung von Muskelgeweben ziemlich normal (vergl. vor allem Abb. 47 und 48 *a*), aber es wurden nur unregelmässig geformte und vor allem unregelmässig geordnete Myotome gebildet. Eine durchgehende segmentale Anordnung fehlt. Diesen geringen morphologischen Leistungen steht eine gute Histogenese gegenüber: Als Einzelzellen sind die Myoblasten meist gesundkernig und in ihrer Form und Fibrillenbildung oft weitgehend normal.

Die Nierenanlagen.

Die Rekonstruktionen Abb. 39 und 40 zeigen die Lage und Ausdehnung der im normalen und merogonischen Keim entwickelten Vornieren. Die merogonische Niere ist im Volumen ungefähr viermal grösser als diejenige des Normalkeimes. In ihrem histologischen Bau ist sie gut entwickelt. Es haben sich wie im Kontrollkeim (Abb. 47) zahlreiche gewundene Nierenkanälchen von rundlichem Querschnitt gebildet (Abb. 48 *a*, NK). Ihre Lumina sind grösser, ihre Anordnung ist lockerer als im Kontrollkeim. Ihre Wandungen sind einschichtig und bestehen wie in der Kontrolle aus noch dotterreichen grossen Zellen mit rundlichen grossen Kernen. Das merogonische Nierengewebe ist überall gesundkernig.

Die Herzanlage.

Der Kontrollkeim hat einen kräftigen Herzschlauch gebildet (Abb. 39). Dieser weist die gleichen Biegungen und Abschnitte auf, wie sie in dem früher verwendeten Kontrollkeim S×W 8 Harrison 35 (S. 290) eingehend beschrieben wurden. Jedoch sind Bulbus und Ventrikel nun vergrössert und dementsprechend stärker gegeneinander verschoben. Infolgedessen wird in Seitenansicht der grösste Teil des rechtsgelegenen Bulbus vom links gelegenen Atrium verdeckt. In Abbildung 45, einem Querschnitt durch die Region des Sinus venosus, sind in der Mitte der Sinus venosus (Sv) und der vorderste Teil der Leber (Le) und links der Übergangsbereich (BV) zwischen Ventrikel und Bulbus getroffen.

Die drei vom Bulbus abgehenden Kiemengefässe liegen vorerst dicht beisammen, und teilen sich kurz nach dem Verlassen desselben je in zwei laterale nach den beiden Seiten zu den Kiemen abschwenkende Gefässe.

Das aussen gelegene Myocard ist noch einschichtig, dabei aber fast doppelt so dick, wie das grösstenteils noch dünnhäutige Endocard. In den Zellen beider Schichten sind zahlreiche Dotterschollen locker angehäuft. Muskelfibrillen sind nicht zu sehen. In allen Herzabschnitten, besonders aber im Ventrikel und im Sinus venosus, liegen Blutkörperchen (Abb. 45, Bk), von denen einzelne in Teilung begriffen sind. Die ganze Herzanlage ist von einem dünnen Pericard (Pc) umgeben.

Wie aus dem Lebendprotokoll des Normalkeimes hervorgeht, hatte die Blutzirkulation ca. drei Tage vor der Fixierung begonnen.

Der Merogon hat wie die Rekonstruktion Abb. 40 zeigt, eine ähnlich gebaute Herzanlage mit Sinus venosus (Sv), Atrium (A), Ventrikel (V) und Bulbus arteriosus (Ba) gebildet. Ventrikel und Atrium sind wesentlich kleiner und weniger stark gefaltet als im Kontrollkeim. Das Endocard ist ähnlich wie im Kontrollkeim meist nur eine dünne Haut, allerdings etwas dicker als normal. Auch das Myocard ist dicker als in der Kontrolle und stellenweise zweischichtig, vor allem aber massiger und weniger glattwandig. Beide Schichten sind etwas reicher an Dotterschollen als im Normalkeim.

Die ganze Herzanlage ist auch hier von einem dünnwandigen Pericard umgeben.

Von den drei vom Bulbus abgehenden Kiemengefässen kann nur bei einem die Austrittstelle am Bulbus mit Sicherheit nachgewiesen

werden. Für einen zweiten ist sie wahrscheinlich. Dagegen sind die Gefässe in den Kiemen selbst leicht zu finden. In Abbildung 46 *a* ist ein Querschnitt durch den Bulbus und die (wahrscheinliche) Abgangsstelle eines Kiemengefässpaares (x) wiedergegeben. Das Myocard (Myc) ist hier zweischichtig, das Endocard (Ec) etwas unregelmässig; das Pericard (Pc) bildet die oben erwähnte dünne Wandung. Blutkörperchen sind, wenn auch in geringerer Zahl, als im Normalkeim, in allen Herzabschnitten zu finden.

Zwei Tage vor seiner Fixierung wurden im Merogon die ersten schwachen Herzpulse beobachtet.

Der ganze merogonische Herzschlauch zeigt nur sehr selten pyknotisches Kernmaterial.

e) *Zusammenfassung über den histologischen Bau des Keimes.*

Wie die vorausgehende genaue Beschreibung zeigt, weist dieser Keim, ähnlich den Beispielen 3 und 4, für Merogone charakteristische Entwicklungsstörungen auf. Daneben scheint er aber doch einen Sonderfall, besonders was die anormale Entwicklung der Chorda und Muskulatur anbetrifft, darzustellen.

Es soll in der Folge noch eine kurze Zusammenfassung über Histologie und Organleistung des Keimes gegeben werden, wobei für den Vergleich mit den beiden letzten Beispielen besonders auf Tabelle 8 verwiesen sei. Alsdann können die Entwicklungsmöglichkeiten von Axolotlmerogonen im allgemeinen diskutiert werden.

Der Körperbau des Merogons ist plump und dick. Die Gesamtkörperlänge ist ca. drei Viertel desjenigen des Kontrollkeimes, wobei besonders vorderste Kopf-, mittlere Rumpf- und die ganze Schwanzregion verkürzt sind.

Der Kopf ist wie in Beispiel 3 und 4 der typische Spitzkopf mit fast fehlendem Vorderhirn ohne Riechgruben, verkürztem Zwischen- und Mittelhirn. Es handelt sich also um einen Defekt im archenkephalen Bereich (vgl. LEHMANN 1938, 1942).

Ausserdem hat sich nur ein grosses median gelegenes Auge gebildet. Dieses zyklopische Auge weist, im Gegensatz zu den schlecht differenzierten Augenpaaren der erwähnten Beispiele, einen, wenn auch nicht ganz normalen, so doch gut strukturierten

vertieften Augenbecher und eine normale abgeschnürte Linse (mit den ersten Anlagen von Linsenfasern) auf.

Die Hörblasen gehören auch hier zu den bestentwickelten Merogonanlagen. Es sind dünnwandige, weitlumige, von der Epidermis abgeschnürte, in ihrer Formbildung und Differenzierung nahezu normale Blasen.

Das Herz ist im Gegensatz zu den vorangehenden Beispielen gegenüber dem Normalherz nur wenig rückständig. Es hat sich ebenfalls ein gewundener Schlauch mit Sinus venosus, Atrium, Ventrikel und Bulbus arteriosus gebildet. Allerdings sind hier Ventrikel und Atrium wesentlich kleiner und weniger stark gewunden. Endocard und Myocard sind etwas massiger und vor allem weniger glattwandig als normal.

Die Vornieren bilden einen grossen lockeren Schlauchknäuel von weitlumigen, histologisch normal gebauten Nierenkanälchen.

Die Epidermis ist wie in der Kontrolle meist zweischichtig, weist aber weniger mannigfaltigen Charakter auf und ist meist dicker und kernreicher. Sie hat nirgends die typische dünne Plattenepithelbildung erreicht, wie sie die Kontrolle in mehreren Bereichen aufweist. Dagegen haben sich auch Sinnesknospen gebildet.

Das Rückenmark ist ähnlich den Beispielen 3 und 4 ein flach-ovaler, oft sehr unregelmässiger Strang, aus einer unorganisierten Ganglienzellmasse bestehend. Ein durchgehendes Lumen fehlt.

Die Chorda ist nur im hinteren Rumpf und Schwanz normal. Weiter vorne ist sie ein nicht vakuolisierter, über dem Darm gelegener, mehrfach unterbrochener dünner Stab.

Die Myotome. Ähnlich den vorausgehenden Beispielen hat sich auch hier eine ansehnliche Muskelmasse aus meist ziemlich normalen Myoblasten, die zum Teil sogar Fibrillenstruktur aufweisen, gebildet. Eine normale Anordnung jedoch ist ausgeblieben. Die Hauptmuskelmasse liegt, ähnlich wie bei Lithium behandelten Keimen von LEHMANN (1938), als ungeordneter Komplex zwischen dem Neuralrohr und der stark ventral gelegenen abnormen Chorda. Nur im hinteren Rumpf und im Schwanz (dort, wo eine normale Chorda vorhanden ist) haben sich unordentliche, teilweise schlecht abgegrenzte Myotome gebildet.

Der Kopfdarm besteht auch hier im vordersten Teil aus einer kompakten, gegenüber dem Normalen wesentlich umfangreicheren Entodermmasse. Die Bildung der Hyomandibulartasche ist unterblieben. Weiter hinten, auf der Höhe der Gehörblase, ist ein geräumiges Lumen gebildet. Die Darmwandungen erscheinen hier als nahezu normal.

B. Zusammenfassung und Diskussion über die Organleistungen homospermer Axolotl- und Triton-Merogone und heterospermer merogonischer Triton-Keime.

In der vorliegenden Arbeit wurden homosperme Merogone der schwarzen Axolotlrasse (S)×S, seltener solche der weissen Rasse (W)×W, und ausserdem Rassenbastarde (S)×W und (W)×S erzeugt [1]. Die letzteren dürfen in bezug auf ihre allgemeine Organbildung ebenfalls als homosperm betrachtet werden.

Ein Gesamtbild über homosperme merogonische Organleistungen bei Axolotl vermögen die in Tabelle 8 (S. 293), sowie die im Abschnitt e (S. 316) zusammengefassten Ergebnisse zu geben. Danach weisen die Axolotlmerogone charakteristische Fehlleistungen in einer Reihe von Organen auf; andere Organe dagegen sind normal entwickelt. Die wichtigsten Anomalien werden im folgenden zusammengefasst:

1. Der Körper ist verkürzt und plump;

2. Es besteht immer eine Unterentwicklung des Kopfes, wobei besonders der vordere Hirnbereich (die archenkephale Zone) und von diesem wieder das Vorderhirn stark unternormal sind. Mit dieser Minderleistung ist auch eine Unterentwicklung der Sinnesorgane, die in enger entwicklungsmechanischer Beziehung zu dieser Zone stehen, verbunden: die Riechorgane fehlen, die Augen sind schlecht entwickelt oder es ist nur ein zyklopisches Auge vorhanden. Auch Zwischenhirn und Mittelhirn sind meist stark verkürzt und in der Formbildung unternormal.

Der mandibulare Anteil im vorderen Kopfdarmbereich ist stark gehemmt. Gerade er ist

[1] Bezüglich genetische Reinheit der verwendeten schwarzen Individuen vergl. S. 233.

besonders bei der Induktion und Formbildung der vorderen Hirnteile, eben des Archenkephalons, beteiligt (LEHMANN 1942). Die hyomandibulare Tasche hat sich nicht entfaltet und die Wände sind deshalb abnorm kompakt geblieben. In der Kiemenregion hat sich dagegen meist ein ziemlich typischer weitlumiger Kiemendarm gebildet.

Im Gegensatz zu diesen Minderleistungen in der Organogenese ist die Zellteilung nicht herabgesetzt. Vielmehr hat in allen vorhandenen Hirnabschnitten eine bedeutende Zellvermehrung stattgefunden, wordurch das Neuralgewebe in gedrängten Falten und Wülsten in das Hirnlumen hineinwucherte und letzteres hochgradig verdrängte. Ausserdem hat sich auch die Histogenese weitgehend vollzogen, es haben sich Bereiche von Nervenfasern gebildet.

Das Rückenmark ist ebenfalls der Masse nach umfangreich, dagegen haben sich die Neuralwülste in keinem Fall zu einem sauberen Rohr mit durchgehendem Lumen geschlossen.

3. Die Epidermis zeigt ähnlich wie das Neuralgewebe eine wohl normale Zellvermehrung, zugleich aber eine herabgesetzte Differenzierung. Sie ist kernreich, zugleich aber, wohl im Zusammenhang mit dem geringen Längenwachstum des Keimes, dick geblieben und meist höckerig.

4. Die Formbildung und Abgrenzung der einzelnen Myotome ist immer schlecht, die Histologie der einzelnen Zellen, sowie die quantitative Muskelmassenbildung dagegen weitgehend normal.

Alle angeführten Anomalien betreffen somit vorwiegend die Formbildung der Organe, während Zellvermehrung und Histogenese sowohl in qualitativer wie auch quantitativer Hinsicht weitgehend normal sind.

Wie die auf Seite 260—318 beschriebenen Beispiele zeigen, treten diese Abnormitäten in den einzelnen Keimen nach normaler Furchung und bei reiner Haploidität in verschieden hohem Grade auf, sodass die von den Merogonen erreichten Entwicklungsstadien stark differieren. Der bestentwickelte Keim (Beispiel 5) erreicht doch nur ein Embryonalstadium mit kurzen, kaum verzweigten Kiemen. Es wäre möglich, dass bei weiteren Versuchen noch ältere Entwicklungsstadien auftreten würden, denn Versuche mit der in Abschnitt B (S. 240) beschriebenen Methode der späteren Operationszeit wurden zur Erlangung älterer Merogone nur in kleinem

Masstab durchgeführt. Immerhin dürfte sichergestellt sein, dass Axolotlmerogone sich wesentlich schlechter entwickeln als homosperme *Triton*-Merogone. Diese können, wie Baltzer (1920), P. Hertwig (1922-23) und Fankhauser (1937) für *Triton taeniatus* und *Triton palmatus*, Baltzer und V. de Roche (1936) für *Triton alpestris*, Fankhauser (1937) für *Triturus pyrrhogaster*, Fankhauser und Griffiths (1939) für *Triturus viridescens* nachgewiesen haben, zu alten Larvenstadien oder sogar zur Metamorphose gelangen; jene aber haben als Ganzkeime auch im besten Fall bloss das Stadium der ersten Pigmentierung und kurzer Kiemen erreicht. Dementsprechend sind auch die Leistungen in der Organbildung und Differenzierung beim Axolotlmerogon wesentlich geringer. Während dieser die soeben (S. 318 f.) beschriebenen Anomalien aufweist, ist beispielsweise der bestentwickelte, von Fankhauser (1937) genau beschriebene metamorphosierte *Triton*-Merogon frei von ähnlichen Defekten. Seine Organe sind trotz viel weiterer Differenzierung normal. So hat sich zum Beispiel die Haut genau der normalen Metamorphose entsprechend verändert, und die Hautdrüsen, die sich beim Übergang zum Landleben bilden, sind normal.

Es stellt sich die Frage nach der Ursache der schlechteren Entwicklung der Axolotlkeime im Vergleich zu homospermen *Triton*-Merogonen. Eine Ursache dürfte im Dotterreichtum des Axolotleies und der mit ihm verbundenen schwierigeren Gastrulation liegen. Wie Holtfreter (1931 uud 1933) zeigte, können bei Axolotl schon geringe Störungen wie die Entfernung der Eihüllen oder eine Erhöhung der Salzkonzentration der Zuchtlösung (vgl. *loc. cit.*, 1933, S. 670 f.) zu abnormer Gastrulation führen. Eine zweite Ursache liegt in der Haploidität. Diese beginnt sich bei Axolotl als Störung in der Phase der Gastrulation aus zu wirken[1]. Haploide, normal gefurchte Keime, die vor der Gastrulation fixiert wurden (vgl. erste Gruppe, S. 244 f.) sind fast alle normal. Dagegen zeigen die nach der Gastrulation fixierten

[1] Die Keime unserer Versuche müssen sich zwar ohne Gallerte entwickeln, befinden sich jedoch normal im Dotterhäutchen (der äusserst feine Anstich ist bedeutunglos) und in normaler Zuchtlösung. Während immerhin ein grosser Prozentsatz diploider Keime auch im Dotterhäutchen normal gastruliert, werden die Mehrzahl der operierten Keime, auch nach normaler Furchung, schon als Gastrula oder Neurula abnorm.

Keime (vgl. zweite Gruppe, S. 259 f.) auch in den besten Fällen Symptome abnormer Gastrulation. Als solche dürfen der persistierende Dotterpfropf, die Unregelmässigkeit des Urdarmdaches und die geringe Tiefe des Urdarmes selbst angesehen werden.

Bemerkenswert ist die weitgehend parallele Entwicklungs-

Tabelle 10. — *Übersicht über histologisch untersuchte heterosperme merogonische* Triton-*Ganzkeime.*

Kombination	Autor	Äusserlich erreichte Stadien	Entwicklung und Histologie
(*t*)*c* = (*taeniatus*) × *cristatus*	Baltzer (1920 und 1930) P. Hertwig (1922-23)	Schluss des Medullarrohres, primäre Augenblasen ohne Pigment.	Stark pyknotisches Kopfmesenchym. Epidermis, Chorda, Neuralrohr und grösster Teil des Darmes gesund.
(*p*)*c* = (*palmatus*) × *cristatus*	Baltzer (1920) Hadorn (1934)	Schluss des Medullarrohres und Andeutung von Augenblasen.	Neuralwülste klein und schlecht geschlossen. Hirnbereich mit mangelnder Formbildung und Massendefekten. Neuralrohr meist stark pyknotisch und nur stellenweise normal geformt. Schlecht gesonderte und schwach pyknotische Myotome. Stark pyknotisches Füllgewebe des Kopfes. Dagegen sind Epidermis, Chorda und Entoderm gut entwickelt.
(*a*)*p* = (*alpestris*) × *palmatus*	Baltzer und de Roche (1936)	Mehr oder weniger vollständiger Schluss des Medullarrohres. Andeutung von Augenblasen.	Keine besonderen pyknotischen Organbezirke. Allgemein schwache Organentwicklung: Zellen des Neuralrohres undifferenziert und ungeordnet. Epidermis, Linse, Kiemen, Vorniere, Vorderbein sind nicht differenziert.
(*a*)*c* = (*alpestris*) × *cristatus*	Curry (1936)	Schluss des Medullarrohres, erste Anlage des Kopfes.	Der Masse und Formbildung nach unternormales Neuralsystem mit Kernpyknose. Stark pyknotisches craniales Füllgewebe. Unregelmässig abgegrenzte Myotome. Epidermis, Chorda und Darm sind mehr oder weniger normal.

hemmung bei homospermen Axolotlmerogonen und heterospermen *Triton*-Merogonen. Verschiedene Ursachen führen zu einem ähnlichen Hemmungsbild. Man vergleiche hiefür die in Tabelle 10 zusammengestellten Untersuchungsergebnisse bei heterospermen *Triton*-Keimen, die eine Reihe ähnlicher Defekte aufweisen wie die homospermen Axolotlmerogone: In beiden Gruppen bestehen vorwiegend Hemmungen des Kopfes mit schlechter Formbildung des Hirnbereiches. Teilweise sind auch die Myotome ähnlich schlecht geordnet. Dagegen ist hier wie dort die Histogenese viel weniger betroffen. Ob eine Parallele für die Pyknose besteht, muss dahin gestellt werden.

Den allgemein schlecht entwickelten Organen stehen andererseits solche gegenüber, die in allen Merogonen normal oder fast normal entwickelt sind. Es gehören hieher vor allem die Chorda, die Vornieren, in gewissem Grade die Epidermis, zum Teil auch der Darm.

Während bei den Axolotln nur die Haploidität als direkte oder indirekte entwicklungshemmende Ursache betrachtet werden kann, tritt diese bei den homospermen *Triton*-Haploiden zurück. Dagegen kommen bei den heterospermen *Triton*-Merogonen das Fehlen des arteigenen Kernes und die Anwesenheit eines plasmafremden Kernes als Störungsfaktoren in Frage. Trotzdem führen die verschiedenen Hemmungsursachen zu einem phänokopisch ähnlichen Hemmungsbild.

VI. ZUSAMMENFASSUNG

1. Es werden einige Beobachtungen über Eiablage und Entwicklung des normalen Axolotleies mitgeteilt (S. 234).

2. Die genauen Furchungszeiten für Axolotleier bei verschiedenen Temperaturen wurden ermittelt und sind in Tabellen 1 und 2 zusammengestellt.

3. Der zeitliche Ablauf der zweiten Reifeteilung im Axolotlei wird für die Zuchttemperatur von 18° genauer fesgestellt (Abb. 1). Danach beginnen 40 bis 50 Minuten nach der Befruchtung die Tochterchromosomen der zweiten Reifeteilung auseinanderzu-

weichen; 120 bis 140 Minuten nach der Befruchtung ist der zweite Richtungskörper abgeschnürt, und der Eikern wandert als weiblicher Vorkern gegen das Eiinnere. (S 239).

4. Die Herstellung merogonischer Axolotlkeime ist mit Hilfe der Methode Curry möglich (Baltzer 1941). Wurden die Eier nach Curry kurz nach der Befruchtung und Ablage des Eies ins Wasser operiert, so furchten sich nur 7,5% aller Eier und noch seltener entwickelten sie sich normal. Ca. 3% der so operierten Keime waren rein haploid.

Wird jedoch die Operation erst 120 bis 170 Minuten nach der Eiablage (Zuchttemperatur 18°) vorgenommen, so kann der Eikern leichter abgesogen werden, und der Prozentsatz furchungsfähiger entkernter Eier ist wesentlich höher, ca. 48%. 22% dieser spät operierten Keime furchten sich normal oder fast normal und erwiesen sich als rein haploid. (S 240 f.).

Das längere Verbleiben des Eikerns im Plasma wirkt sehr wahrscheinlich aktivierend auf die Spermakerne im Sinne Fankhausers und erhöht dadurch die Möglichkeit, dass ein Spermakern zum Hauptspermakern wird, und dann wie bei einem nicht operierten Ei eine normale Weiterentwicklung ermöglicht. Ein längeres Verbleiben des Eikerns vor der Entkernung scheint auch leichter zu Teilungen ohne Kernmaterial zu führen (S. 242).

5. Es ist möglich den abgesogenen Eikern mit Hilfe von „Aufstrichen" nachzuweisen (S. 243).

6. Die operierten Keime sind in bezug auf ihre Kernverhältnisse verschieden. Ein Teil ist diploid (Operation misslungen), ein Teil gleichmässig haploid, ein dritter Teil weist gestörte Kern- und Chromosomenverhältnisse, insbesondere auch regional verschiedene Chromosomenzahlen auf (S. 244 f.).

Die homogen haploiden Keime haben (mit einer Ausnahme) in ihrer Entwicklung wie die Diploiden stets normale erste Furchen gebildet. Dabei kann die erste Furche in normaler Zeit eintreten, in andern Fällen aber bis drei Stunden verzögert sein. Bei den Keimen mit gestörten Kern- und Chromosomenverhältnissen war nie eine normale Anfangsfurchung beobachtet worden. Ausserdem trat hier die erste Furche stets verzögert ein (Verzögerung 1 bis 6 Stunden). Keime mit gestörten Kern- und Chromosomenverhältnissen werden auf Seite 249 f. beschrieben. Sie zeigen bestenfalls

Ansätze zur Gastrulation; keine kamen zur Neurulation. Homogen haploides Material ist somit nur von operierten Keimen mit normalen ersten Furchen zu erwarten.

Die Haploidität muss durch Chromosomenzählung, Kerngrössemessung oder Aufstrich nachgewiesen werden. Bei abnormen ersten Furchungen sind die Kernverhältnisse und das histologische Bild des Keimes gestört. Aus der Art der abnormen ersten Furchung kann nichts über die Kernverhältnisse des Keimes ausgesagt werden.

7. Mehrere Keime entwickelten sich teilweise, ein Keim als Ganzes ohne Kernmaterial, ohne Centrosomen und Spindelfasern zu normalen Blastulen (S. 255 f.).

8. Die meisten homogen haploiden Keime kamen zur Gastrulation. Sie wurden in verschiedenen Altersstadien fixiert und histologisch untersucht. Vor der Gastrulation fixierte Keime zeigen meist ein durchaus normales Bild. Nur in wenigen Fällen tritt schwache Kernpyknose oder abnormes Kernmaterial auf. Gastrulierende haploide Keime haben immer eine mehr oder weniger unternormale Invagination.

9. Kerngrössenmessungen ergaben folgendes Resultat: Die Kerne haploider und diploider Keime sind in der j u n g e n Axolotlblastula gleich gross. In der älteren Blastula erfolgt plötzlich eine Kerngrössenabnahme, die bei den haploiden Keimen mehr als das doppelte derjenigen der diploiden beträgt (Abb. 4, S. 248). Erst nach dieser Phase verhalten sich die Kernoberflächen oder Kernvolumina direkt proportional den Chromosomenzahlen.

10. Von besonderem Interesse sind die älteren haploiden Keime, die sich über die Neurula hinaus entwickelt haben. Fünf dieser Keime werden genau beschrieben. Der bestentwickelte Merogon (Beispiel 5, S. 292 f.) erreichte das Harrison-Stadium 37—38 mit erstem Pigment und kurzen Kiemen im Beginn der Verzweigung. Alle diese Merogone weisen charakteristische Störungen auf. Sie sind in Tabelle 8, sowie in Abschnitt e (S. 316) und Abschnitt B (S. 318) in Übersichten zusammengestellt, auf die hier verwiesen sei. Ebenda werden die allgemeinen Entwicklungsmöglichkeiten merogonischer Axolotlkeime diskutiert, und es wird ihre Entwicklung mit derjenigen der homospermen und Bastardmerogone bei *Triton* verglichen.

VII. LITERATURVERZEICHNIS

1934. ADELMANN, H. B. *A study of cyclopia in Amblystoma punctatum with special reference to the mesoderm.* J. of exper. Zool. *67.*

1936. —— *The problem of cyclopia.* Quart. Rev. Biol. *11.*

1937. —— *Experimental studies on the development of the eye.* IV. *The effect of the partial and complete excision of the prechordal substrate on the development of the eyes of Amblystoma punctatum.* J. of exper. Zool. *75.*

1920. BALTZER, F. *Über die experimentelle Erzeugung und die Entwicklung von Triton-Bastarden ohne mütterliches Kernmaterial.* Verh. Schweiz. nat. Ges. Neuenburg.

1922. —— *Über die Herstellung und Aufzucht eines haploiden Triton taeniatus.* Verh. Schweiz. nat. Ges. Bern.

1930. —— *Über die Entwicklung des Triton-Merogons Triton taeniatus* (♀) × *cristatus* (♂). Rev. Suisse Zool. *37.*

1933. —— *Über die Entwicklung von Triton-Bastarden ohne Eikern.* Verh. Deutsch. zool. Ges.

1938. —— *Transplantationen zwischen Axolotl und Triton.* Verh. Schweiz. nat. Ges. Chur.

1941. —— *Über die Pigmentierung merogonisch haploider Bastarde zwischen der schwarzen und weissen Axolotlrasse.* Verh. Schweiz. nat. Ges. Basel.

1936. —— und DE ROCHE, V. *Über die Entwicklungsfähigkeit haploider Triton alpestris-Keime und über die Aufhebung der Entwicklungshemmung bei Geweben letaler bastardmerogonischer Kombinationen durch Transplantation in einen normalen Wirt.* Rev. Suisse Zool. *43.*

1928. BELAR, K. *Die cytologischen Grundlagen der Vererbung.* Hdb. Vererbungsw. I.

1940. BIRKMANN, K. *Morphologisch-anatomische Untersuchungen zur Entwicklung des häutigen Labyrinthes der Amphibien.* Zeitschr. f. Anat. und Entw.-geschichte *110.*

1938. BOEHRINGER, F. *Über die Kernverhältnisse und die Entwicklung der merogonischen Amphibienbastarde Triton* (♀) × *Salamandra* (♂). Roux' Arch. *138.*

1905. BOVERI, Th. *Zellen-Studien.* V. *Über die Abhängigkeit der Kerngrösse der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen.* Jena Z. Nat. Wiss. XXXIX.

1939. Copenhaver, W. M. *Initiation of beat and instrinsic contraction rates in the different parts of the Amblystoma heart.* J. exp. Zool. *80.*

1931. Curry, H. A. *Methode zur Entfernung des Eikerns bei normal befruchteten und bastard befruchteten Triton-Eiern durch Anstich.* Rev. Suisse Zool. *37.*

1936. —— *Über die Entkernung des Triton-Eies durch Absaugen des Eiflecks und die Entwicklung des Tritonmerogons Triton alpestris* (♀) × *Triton cristatus* (♂). Roux' Arch. *134.*

1925. Fankhauser, G. *Analyse der physiologischen Polyspermie des Triton-Eies auf Grund von Schnürungsexperimenten.* Roux' Arch. *105.*

1929. —— *Über die Beteiligung kernloser Strahlungen* (*Cytaster*) *an der Furchung geschnürter Triton-Eier.* Rev. Suisse Zool. *36.*

1930. —— *Die Entwicklungspotenzen diploidkerniger Hälften des ungefurchten Triton-Eies.* Roux' Arch. *122.*

1931. —— I. *Chromosome number and chromosome individuality in the cleavage mitoses of merogonic Triton embryos.* Anat. Rec. *48.*

1932. —— II. *The history of the supernumerary sperm nuclei in normal fertilization and cleavage of fragments containing the egg nucleus.* J. of exp. Zool. *62.*

1934 *a.* —— III. *The early development of the sperm nuclei in egg fragments without the egg nucleus.* J. of exp. Zool. *67.*

1934 *b.* —— IV. *The cleavage of egg fragments without the egg nucleus.* J. of exp. Zool. *67.*

1934 *c.* —— V. *Chromosome number and chromosome individuality in the cleavage of merogonic fragments.* J. of exp. Zool. *68.*

1937. —— *The production and development of haploid Salamander larvae.* J. of Hered. Washington XXVIII.

1938. —— *The microscopical anatomy of metamorphosis in a haploid Salamander, Triton taeniatus Laur.* J. Morph. *62.*

1939. —— und Griffiths, R. B. *Induction of triploidy and haploidy in the Newt, Triturus viridescens, by cold treatment of unsegmented eggs.* Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. *25.*

1893. Fick, R. *Über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies.* Zeitschr. f. wiss. Zool. *56.*

1916. Franz, A. W. *Bildung der Somiten von Triton.* Arch. mikrosk. Anat. *87.*

1925. Glasner, L. *Normaltafeln zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolches* (*Molge vulg.*). (Herausgegeben von Prof. Dr. F. Keibel.)

1932. Hadorn, E. *Über Organentwicklung und histologische Differenzierung in transplantierten merogonischen Bastard-Geweben (Triton palmatus (♀) × Triton cristatus (♂)).* Roux' Arch. *125.*

1934. —— *Über Entwicklungsleistungen bastardmerogonischer Gewebe von Triton palmatus (♀) × Triton cristatus (♂) im Ganzkeim und als Explantat in vitro.* Roux' Arch. *131.*

1922. Hertwig, P. *Bastardierung und Entwicklung von Amphibieneiern ohne mütterliches Kernmaterial.* Z. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre *27.*

1923. —— *Bastardierungsversuche mit entkernten Amphibieneiern.* Arch. mikr. Anat. Entw.mech. *100.*

1931. Holtfreter, J. *Über die Aufzucht isolierter Teile des Amphibienkeimes. Züchtung von Keimen und Keimteilen in Salzlösung.* Roux' Arch. *124.*

1933. —— *Die totale Exogastrulation, eine Selbstablösung des Ektoderms vom Entomesoderm.* Roux' Arch. *129.*

1905. Jenkinson, J. W. *Observations on the maturation and fertilization of the egg of the Axolotl.* Quart .J. Micr. Sci. *48.*

1923. Jollos, V. und Péterfi, T. *Furchung von Axolotleiern ohne Beteiligung des Kerns.* Biol. Zentralbl. *43.*

1938. Lehmann, F. E. *Regionale Verschiedenheiten des Organisators von Triton, insbesondere in der vorderen und hinteren Kopfregion, nachgewiesen durch phasenspezifische Erzeugung von lithiumbedingten und operativ bewirkten Regionaldefekten.* Roux' Arch. *138.*

1942. —— *Spezifische Stoffwirkungen bei der Induktion des Nervensystems der Amphibien.* Naturwiss. *30.*

1938. Lüthi, H. *Die Differenzierungsleistungen der letalen Bastardkombination Triton ♀ × Salamandra ♂.* Roux' Arch. *138.*

1925. Parmenter, C.L. *The chromosomes of parthenogenetic frogs and tadpoles.* J. Gen. Physiol. VIII.

1938. Schönmann, W. *Der diploide Bastard Triton palmatus ♀ × Salamandra ♂.* Roux' Arch. *138.*

1914. Spemann, H. *Über verzögerte Kernversorgung von Keimteilen.* Verh. deutsch. zool. Ges., 24. Jahresvers. Freiburg i. Br.

1929. Vogt, W. *Gestaltungsanalyse am Amphibienkeim mit örtlicher Vitalfärbung II.* Roux' Arch. *120.*

Tome 52, nos 7 à 21. — Août 1945

Communications faites a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue a Lausanne les 17 et 18 mars 1945

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Lausanne, den 17. und 18. März 1945

No 7. **J. de Beaumont**, Lausanne. — L'origine et l'évolution des sociétés d'insectes [1].

La vie sociale se présente chez les insectes sous des aspects très variés, et nombreux sont ceux, biologistes ou sociologues, qui ont tenté d'en établir un classement. Laissons de côté la critique de ces divers systèmes et contentons-nous d'en adopter un très simple, mais qui conviendra parfaitement à notre propos d'aujourd'hui. Sous le nom de groupements, nous pouvons réunir tous les types sociaux qui n'ont aucun lien phylogénétique avec les associations évoluées que l'on rencontre dans la ruche, la termitière ou la fourmilière. Quant aux sociétés, elles comprendront non seulement les types sociaux complexes et hautement organisés, mais aussi des formes frustes qui peuvent être considérées comme une étape dans l'évolution conduisant de la vie solitaire à la vie sociale.

Quelques mots seulement sur les groupements. Comme l'ont montré diverses recherches, le déterminisme des rassemblements temporaires d'insectes que l'on rencontre dans des circonstances particulières n'est pas toujours le même. Les individus se rassemblent parfois, attirés au même endroit par des conditions locales particulières qui déclenchent des tropismes, et l'on ne saurait voir dans ces foules un phénomène social. D'autres fois, par contre, et c'est le cas des insectes qui se groupent pour dormir ou pour hiverner, le rassemblement résulte du fait que les individus s'attirent mutuellement, manifestent le phénomène de l'interattraction (Rabaud). Il s'agit encore là d'un tropisme, mais d'un intérêt tout particulier puisqu'il semble nécessaire à l'appa-

[1] Résumé de la conférence prononcée par M. J. de Beaumont lors de l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, le 17 mars 1945.

rition de tout type social (Picard). A côté de ces rassemblements d'insectes, qui représentent sans doute la forme la plus rudimentaire de la vie sociale, on peut placer les associations comme celles des Criquets migrateurs ou des Chenilles processionnaires; ici se manifeste, en plus de l'interattraction, un certain degré de coordination.

Les groupements nous apparaissent donc comme des formes simples, variées, souvent temporaires, de la vie sociale, mais ne représentent certainement pas des aspects primitifs des véritables sociétés. Nous consacrant dès maintenant à l'étude de celles-ci, notre premier souci sera de nous demander si nous possédons une méthode nous permettant de connaître leur origine et de suivre leur évolution.

Le zoologiste, désireux de retracer la phylogénie d'une espèce peut utiliser la méthode paléontologique qui consiste à établir des lignées en retrouvant, parmi les divers fossiles, les ancêtres possibles de la forme considérée. Il peut aussi tirer de précieuses indications de l'étude des animaux actuels; on peut en effet constituer chez ceux-ci des séries, qui ressemblent parfois beaucoup aux lignées phylétiques. Cette constatation s'explique en admettant que, dans un groupe donné, de nombreuses lignées ont évolué plus ou moins parallèlement, mais avec des vitesses différentes; considérant alors, à l'époque actuelle, l'extrémité de ces divers rameaux et les arrangeant en série, nous comprenons qu'ils puissent représenter dans une certaine mesure l'évolution qui s'est déroulée dans un rameau donné. Telle est la méthode qui, utilisée avec prudence, nous permettra de reconstituer dans ses grandes lignes l'histoire millénaire des sociétés d'insectes.

Pour tenter de saisir l'origine de ces associations, nous devrons nous adresser aux groupes où nous rencontrons côte à côte des espèces solitaires et des espèces sociales, soit aux familles des Apides (Abeilles au sens large) et des Vespides (Guêpes). Dans ces deux groupes d'Hyménoptères Aculéates, la biologie des espèces solitaires est semblable; il s'agit d'insectes chez qui les « instincts maternels » sont très développés. Les femelles ne se contentent pas de disperser leurs œufs ou de les déposer à proximité de la nourriture des futures larves, mais construisent des nids ou forent des terriers dans lesquels elles emmagasinent des provisions, de nature végétale pour les Apides, animale pour les Vespides. Chez

la plupart des espèces, cet approvisionnement est dit massif, c'est-à-dire que, dans chaque cellule, est amassée la quantité de nourriture nécessaire pour le développement d'une larve; la cellule est close une fois l'œuf pondu. Il n'y a donc, dans ce cas, aucun contact entre la mère et ses descendants. Chez certaines espèces cependant, nous assistons à un approvisionnement progressif, la femelle apportant la nourriture à ses larves au fur et à mesure des besoins. Telle est, brièvement résumée, la biologie des Abeilles et des Guêpes solitaires et l'on peut admettre que les ancêtres lointains des espèces sociales actuelles vivaient de façon semblable.

Considérons maintenant, dans ces deux familles, quelques types de sociétés primitives. En Afrique du Sud vit un genre d'Abeilles, les *Allodape*, étudié par Brauns. Chez certaines espèces, la femelle dépose au fond de son nid un gâteau de pollen et de nectar, pond sur ces provisions un certain nombre d'œufs et clôt la cellule, biologie typique d'un Aculéate solitaire, si ce n'est que plusieurs œufs sont déposés dans une même loge. Chez d'autres espèces, solitaires aussi, l'approvisionnement est progressif, la mère nourrissant ses larves à la becquée. Chez d'autres *Allodape*, enfin, et ce sont ceux qui nous intéressent le plus, les premières femelles écloses aident leur mère à soigner ses larves, qui sont en fait leurs sœurs cadettes; elles semblent plus tard se disséminer et travailler pour leur propre compte. C'est ici l'aurore de la vie sociale, car, comme nous le verrons plus tard, le fait fondamental de toute société d'insectes réside dans l'entretien, par des femelles, de larves qui ne sont pas leurs propres enfants.

Dans nos régions existent aussi des sociétés très primitives d'Abeilles; ce sont celles des Halictes qui ont déjà suscité de nombreux travaux, parmi lesquels je citerai surtout ceux de Stöckhert et de Noll. Ce genre *Halictus* comprend de très nombreuses espèces dont les unes sont solitaires, les autres sociales; il semble même que certaines d'entre elles puissent présenter, selon le climat, ces deux types de biologie. On comprendra donc facilement tout l'intérêt que présente l'étude de ces insectes qui peuvent nous fournir de précieux renseignements sur l'origine de la vie sociale.

Beaucoup d'Halictes solitaires ont deux générations par an. On rencontre au printemps, en train de creuser leurs terriers et d'établir leurs nids, des femelles, fécondées l'automne précédent. Les cellules étant approvisionnées et les œufs pondus, la fondatrice meurt,

tandis que ses descendants arrivent à l'âge adulte au début de l'été. Les femelles s'accouplent, se disséminent et créent de nouveaux nids d'où sortira en automne une nouvelle génération; ce sont les femelles de cette génération automnale qui hiverneront et recommenceront le cycle l'année suivante. Chez certaines espèces, toujours solitaires, la femelle fondatrice de printemps voit son existence se prolonger; ses premiers descendants, comme dans le cas précédent, éclosent au début de l'été et se disséminent. Mais plus tard dans la saison, après une période de repos sexuel, la fondatrice pond à nouveau et donne naissance à une nouvelle « couvée » qui éclôt en automne, en même temps que les enfants issus des femelles de la première couvée.

A partir de ce type, il n'y a qu'un pas à franchir pour arriver aux espèces sociales. Chez celles-ci, les enfants de première couvée sont principalement ou exclusivement des femelles, dont les ovaires sont peu développés et qui ne manifestent pas d'instinct d'accouplement. Elles ne se disséminent pas, restent attachées au nid maternel et collaborent avec leur mère dans l'élevage de la deuxième couvée; elles soignent donc des larves qui sont leurs sœurs cadettes; on peut les qualifier d'ouvrières.

A cette biologie des Halictes sociaux se rattachent très étroitement les Bourdons; chez eux cependant, une fécondité plus grande permet la formation de sociétés plus populeuses. La femelle fondatrice, la reine, pondra donc sans périodes de repos et sera secondée par un plus grand nombre de ses filles. Cette aide renforcée lui permettra de se consacrer presque exclusivement à la ponte, les ouvrières, de fécondité très limitée, se chargeant de tous les autres travaux nécessaires à la prospérité de la colonie.

Dans la famille des Vespides, nous trouvons toute une série de formes sociales, nées dans des groupes différents et qui nous montrent des tableaux similaires à ceux que nous venons de décrire chez les Apides. C'est ainsi que les *Belonogaster*, étudiés par Roubaud, rappellent les *Allodape* et que les Polistes ou les Guèpes sociales de nos contrées se comportent comme les Bourdons. Notons cependant que diverses sociétés de Guèpes tropicales sont polygynes, c'est-à-dire que chaque colonie peut contenir plusieurs femelles fertiles.

Comparées aux associations primitives décrites jusqu'à maintenant, les sociétés des Abeilles, des Fourmis ou des Termites nous

apparaissent beaucoup plus évoluées; cette complexité plus grande résulte de diverses particularités dont nous ne signalerons pour l'instant que quelques-unes. Chez l'Abeille mellifique, la perfection dans l'art de bâtir et l'accroissement de la population ne sont pour notre propos que des faits secondaires. Plus importantes sont la distinction morphologique entre la reine et les ouvrières et ses conséquences biologiques. Chez les Bourdons ou chez les Guêpes, les ouvrières ne se distinguent de la reine que par leur taille réduite et le moindre développement de leur appareil génital; la reine reste une femelle complète qui possède les caractères morphologiques et biologiques lui permettant de se reproduire, de fonder une nouvelle colonie et de soigner sa descendance; elle est en cela semblable aux espèces vivant isolées dont elle est issue. La reine d'Abeilles, par contre, est dépourvue d'appareils de récolte et des glandes nourricières et cirières qui caractérisent l'ouvrière; elle ne peut donc en aucune manière travailler dans la ruche et n'a conservé de ses ancêtres solitaires que les fonctions de reproduction: accouplement et ponte. Chez l'ouvrière subsistent les outils de travail, tandis que son appareil génital atrophié lui a fait perdre la faculté d'accouplement et, presque totalement, celle de la ponte. Avec le perfectionnement de la société, nous assistons chez l'Abeille à une interdépendance beaucoup plus marquée des divers membres de la colonie; la reine, en essaimant, doit être accompagnée d'un grand nombre d'ouvrières.

Les reines de Fourmis sont moins modifiées que celles de l'Abeille par rapport au type primitif et sont capables, dans beaucoup de cas, de fonder seules une nouvelle colonie. Mais, dans un autre sens, l'évolution a été poussée plus loin chez les Formicides: les ouvrières, toujours bien distinctes morphologiquement des femelles vraies, présentent souvent un polymorphisme plus ou moins accusé. Ce polymorphisme devient encore plus évident chez les Termites, dont les sociétés montrent à divers égards de grandes ressemblances avec celles des Fourmis. Cependant, les Termites représentent un groupe zoologiquement très éloigné des précédents et cette position systématique isolée leur vaut certaines particularités, tel le fait que les individus de toutes les castes appartiennent aux deux sexes.

Après avoir ainsi passé rapidement en revue quelques-uns des types principaux de sociétés d'insectes, une première constatation s'impose: c'est l'origine polyphylétique de celles-ci. Le passage de

la vie solitaire à la vie sociale a dû se produire de nombreuses fois, à diverses époques et dans des groupes différents. Malgré ces origines multiples, les sociétés semblent avoir évolué, dans leurs grandes lignes tout au moins, de façon analogue; s'il existe de grandes variations dans les détails, les principes généraux restent les mêmes. La connaissance de ce fait justifie la méthode que nous avons proposée pour tenter d'élucider l'origine et l'évolution de ces associations.

Quels sont ces principes généraux auxquels nous venons de faire allusion ? Dans la biologie de tous les insectes sociaux, nous constatons un certain nombre de particularités qui semblent nécessaires à la vie en commun, mais certaines d'entre elles existaient sans doute déjà chez les ancêtres solitaires. C'est ainsi que l'activité de l'insecte social est entièrement centrée sur le nid et sur les soins à donner aux larves, conditions que nous retrouvons chez les Hyménoptères Aculéates solitaires. Un autre facteur, physiologique celui-là, semble indispensable aussi: les sociétés étant en principe des familles, il est nécessaire que s'établisse un certain rapport entre la durée de vie de la femelle et la vitesse de développement des larves. Ce sont là des prémisses indispensables qui cependant, à elles seules, ne créent pas une société, mais tout au plus une famille; l'évolution des Halictes le montre de façon évidente.

Une étape de plus doit être franchie pour que l'insecte devienne social: il faut encore que les premiers enfants éclos ne se disséminent pas, restent au nid et collaborent avec leur mère à l'élevage de sa progéniture. Chez l'insecte solitaire existe ce que Legewie nomme le « Brutegoismus », un instinct qui pousse la mère à ne soigner que ses propres descendants. Cet égoïsme doit être surmonté chez certains membres de l'association pour que naisse la véritable société et cette petite modification de l'instinct permettra par la suite la prodigieuse évolution aboutissant à la ruche ou à la termitière.

Divers auteurs ont tenté d'expliquer l'origine de cette modification du comportement. C'est ainsi que Roubaud et Wheeler attachent une grande importance au phénomène de la « trophallaxie » ou échange de nourriture. Chez les Guêpes et les Fourmis, les larves sécrètent des substances dont les nourrices sont très friandes; on peut alors supposer que les jeunes femelles écloses sont retenues au nid et nourrissent les larves grâce à l'attraction

que déclenche cette sécrétion. Si ce fait joue peut-être un rôle, il ne saurait être général puisqu'il n'existe pas chez les Apides. Pour Legewie, la transformation du comportement ayant permis l'établissement de la vie sociale serait due à un certain degré d'hypogénitalisme des premières filles de la fondatrice. Ce développement incomplet de l'appareil génital est évident chez les neutres des sociétés évoluées; il existe aussi dans les associations primitives des Halictes et nous pouvons remarquer que chez les *Allodape* ou les *Belonogaster*, ce sont des femelles encore immatures qui jouent le rôle d'ouvrières. L'hypogénitalisme aurait pour effet, d'après Legewie, de modifier le comportement primitif de l'insecte solitaire en diminuant l'aspect « sexuel » de cet instinct, tout en maintenant le côté « maternel ». Cette hypothèse a l'avantage de faire dépendre d'un même déterminisme l'établissement de la vie sociale et l'apparition des ouvrières. On peut cependant lui adresser deux critiques: la première, c'est qu'elle ne rend pas compte des modifications de comportement qui apparaissent aussi chez les femelles véritables, chez les reines; la seconde, c'est qu'elle ne nous explique pas comment chez les Termites, les instincts « maternels » soient les mêmes chez les neutres des deux sexes.

Les deux principales théories émises pour expliquer l'origine de la vie sociale semblent donc fragiles ou tout au moins ne pas avoir de portée générale. Cela ne doit pas nous étonner, car nous nous trouvons ici dans un des domaines les plus difficiles du transformisme: celui de l'évolution des instincts. Ce problème se complique encore, chez les insectes sociaux, du fait que les comportements les plus spécialisés se rencontrent chez les individus qui, normalement, ne se reproduisent pas. Remarquons encore en passant que l'hypothèse de la trophallaxie ou celle de l'hypogénitalisme font appel à des facteurs qui se répéteraient à chaque génération; les sociétés primitives seraient donc « phénotypiques », ce que sembleraient montrer aussi certains Bourdons et certains Halictes qui peuvent vivre à l'état solitaire ou social selon les conditions climatériques.

Dans l'état actuel de nos connaissances sur les mécanismes de l'évolution, soyons modestes et, sans faire trop d'hypothèses, contentons-nous de jalonner la voie suivie par les insectes dans l'apparition de la vie sociale et adoptons le même point de vue en ce qui concerne les transformations qu'elle a subies au cours des

siècles. Cette évolution va dans le sens d'un accroissement de la fécondité des femelles, mais son caractère le plus frappant, c'est qu'elle tend à une différenciation toujours plus accusée entre les sexués et les neutres et vers un polymorphisme de ces derniers. Ces particularités entraînent une interdépendance de plus en plus accusée entre les divers membres de l'association et sont souvent liées à des comportements très spécialisés.

Dans une série de cas cependant, on observe une évolution qui, du point de vue social tout au moins, peut être considérée comme régressive. Il semble par exemple très probable, d'après Wheeler, que certaines espèces de Fourmis n'ayant qu'une forme de neutres dérivent d'ancêtres chez qui le polymorphisme était plus accusé. Plus frappantes encore sont les espèces chez qui les ouvrières ont complètement disparu, ce que l'on constate chez certaines Fourmis, chez les Psithyres et chez quelques Guêpes de nos régions. Ces insectes ne retournent pas à la vie solitaire de leurs ancêtres éloignés, mais vivent en parasites chez des formes sociales qui leur sont souvent étroitement apparentées.

Revenant aux espèces sociales évoluées, examinons encore certaines caractéristiques qu'elles ont acquises au cours de l'évolution. Un problème se pose entre autres, en face de ces associations qui peuvent compter des dizaines ou des centaines de milliers d'individus, c'est celui de l'organisation du travail. Si celle-ci existe déjà chez l'insecte solitaire, combien plus complexe devient-elle chez les espèces sociales; ce n'est pas que les travaux soient très différents, mais ici l'insecte n'est plus seul; son activité doit s'intégrer dans celle de toute la colonie.

Les travaux de Rösch et de Goetsch nous ont montré quels étaient les principes de la division du travail chez les Abeilles et chez les Fourmis. Il existe tout d'abord une répartition des tâches en rapport avec la morphologie des individus; les sexués assurent seuls les fonctions de reproduction, les neutres effectuant les autres travaux. Lorsque plusieurs castes de neutres existent, elles ont jusqu'à un certain point des attributions différentes. Cependant, le type de division du travail le plus caractéristique des insectes sociaux, particulièrement évident chez l'Abeille, est celui de la « chaîne des travaux ». L'ouvrière d'Abeille exerce successivement au cours de son existence, les diverses activités d'où dépend la prospérité de la ruche; elle est tour à tour nourrice, bâtisseuse et

butineuse, fonctions qui sont en rapport avec le développement des glandes nourricières dans la première phase, cirières dans la deuxième phase et de la régression de ces organes durant la troisième période. Remarquons enfin que des individus d'âge et de morphologie semblables peuvent se spécialiser dans des travaux particuliers, type de division du travail comparable à celui qui existe dans la société humaine; c'est ainsi que les Abeilles butineuses récoltent les unes du pollen, les autres du nectar.

Ces diverses observations nous rendent compte de la répartition des charges, mais il est un aspect plus intéressant encore de ce problème de l'organisation du travail, c'est celui de la coordination des efforts. Les remarquables recherches de von Frisch, ainsi que celles de Goetsch ont démontré qu'il existe, tant chez les Fourmis que chez les Abeilles, des moyens de communication entre les membres de la colonie; il existe une sorte de langage. Ainsi, un phénomène perçu par un seul individu pourra-t-il avoir de grandes répercussions. Une Fourmi isolée, constatant un danger, peut mettre toute la fourmilière en état d'alerte; une Abeille découvrant d'abondantes provisions qu'elle ne peut exploiter seule pourra se faire aider par nombre de ses compagnes. Le rendement du travail s'en trouve considérablement accru.

Nous sommes ainsi en mesure d'affirmer qu'une société d'insectes ne peut pas être considérée comme une série d'individus juxtaposés travaillant sans contacts avec leurs voisins, mais constitue un tout organisé; c'est ce que nous prouvent de façon plus évidente encore les phénomènes de régulation qui se déroulent sans aucun doute dans toutes les associations évoluées. Il est en effet certain que celles-ci ne peuvent se maintenir que si se réalise un certain équilibre. Il faut par exemple une harmonie entre l'intensité de la construction et la population du nid; il est nécessaire que les proportions entre le nombre d'individus des diverses castes ou entre les diverses activités des individus d'une caste restent dans certaines limites. Or cet équilibre ne peut être que dynamique; il a continuellement tendance à se rompre et doit être rétabli. Des phénomènes de régulation sont donc indispensables, dont plusieurs sont connus chez les Abeilles.

Les apiculteurs savent depuis longtemps que si la reine d'une ruche vient à périr (rupture de l'équilibre), les Abeilles élèveront une reine de « sauveté », en nourrissant de façon particulière une

larve destinée primitivement à donner naissance à une ouvrière (régulation). Il est intéressant de constater qu'une très petite fraction seulement de la population totale réalise ce rétablissement de l'équilibre. L'essaimage, le massacre des mâles doivent aussi être placés dans la catégorie des phénomènes de régulation. C'est aussi dans ce domaine que Rösch a réalisé une expérience très suggestive. Grâce à un ingénieux artifice, il a réussi à scinder la population d'une ruche en deux fractions, l'une ne contenant que des ouvrières jeunes, nourrices ou bâtisseuses, l'autre des Abeilles âgées, des butineuses. Après une courte période de désarroi, il a constaté que les Abeilles jeunes se transformaient précocement en butineuses, tandis que les ouvrières âgées voyaient se développer à nouveau ou tout au moins se prolonger beaucoup l'activité de leurs glandes nourricières et cirières.

C'est en considérant ces phénomènes de régulation que la comparaison souvent tentée entre une société d'insectes et un être pluricellulaire prend toute sa valeur. Si un Métazoaire est un organisme et non pas un simple agrégat de cellules, c'est bien parce que des phénomènes de coordination et de régulation se déroulent sans cesse en lui, c'est parce que les diverses parties réagissent continuellement les unes sur les autres. La ruche n'a-t-elle pas sa régulation thermique comme un Vertébré supérieur ? C'est sans doute l'ensemble de ces phénomènes de régulation qui représente ce que Maeterlinck appelait l'« Esprit de la ruche »; la tâche de l'avenir sera d'en préciser les mécanismes, de créer une sorte de « physiologie de la société ».

La brève étude que nous venons de faire des sociétés d'insectes nous a montré que l'on doit rechercher leur origine dans une petite modification du comportement. Mais la nature, une fois lancée dans une direction, ne s'arrête pas de sitôt; ayant inventé un principe, elle cherche à le perfectionner sans cesse; elle tend à en épuiser les possibilités. Ainsi, partant de modestes associations semblables à celles des Halictes, elle a créé au cours des millénaires le prestigieux peuple des Abeilles, elle a édifié les colossales cités des Termites, peuplées de millions d'individus.

No 8. **R. Geigy.** — Sporogonie de *Plasmodium vivax* chez des Anophèles de provenance suisse.

Institut tropical suisse, à Bâle.

Il est connu qu'il existait autrefois en Suisse de nombreux foyers actifs de *malaria tertiana* qui se sont successivement éteints vers la fin du siècle dernier. Cependant les deux espèces de moustiques vecteurs de cette maladie, *Anopheles maculipennis* et *Anopheles bifurcatus*, continuent à abonder dans ces régions. Galli-Valerio, qui s'est particulièrement occupé de ce problème, a essayé de ramener cet état de choses aux facteurs suivants:

a) L'élévation du niveau de l'hygiène publique a renforcé la résistance de notre population vis-à-vis de la malaria;

b) Par des travaux d'assainissement et de drainage de nombreux gîtes d'Anophèles ont été éliminés;

c) Par l'extension de l'élevage du bétail, les Anophèles sont devenus en partie zoophiles, c'est-à-dire séjournent de préférence dans les étables et vont plutôt se gorger sur le bétail que sur l'homme;

d) Il est possible que les Anophèles aient acquis une certaine immunité contre le plasmodium, c'est-à-dire ne seraient plus capables de développer de la sporogonie. Ce dernier point est particulièrement susceptible d'être vérifié expérimentalement.

En été 1944, l'Institut tropical suisse installa à l'hôpital auxiliaire à Bâle une section clinique où furent soignés, depuis le mois de juin jusqu'à la fin de l'année, cent soixante-trois évadés yougoslaves, atteints de *malaria tertiana*, conçue dans des camps de prisonniers en Sardaigne. Cet événement permettait des expériences de sporogonie avec des Anophèles provenant d'anciens foyers de malaria des cantons de Bâle, Vaud et Valais. Le tableau, ainsi que le résumé suivant, donne un bref aperçu des résultats obtenus[1].

---

[1] Une étude plus détaillée paraîtra dans *Acta tropica*, fasc. 1, 1945.

Expériences de sporogonie.

(3 août au 8 décembre 1944.)

	Anoph. maculipennis	*Anoph. bifurcatus*	Total
Total des moustiques utilisés	69	113	182
dont apposés une seule fois sur porteur de gamètes (aucune infection)	27	15	42
apposés plusieurs fois sur porteurs de gamètes	42	98	140
dont infectés 8,6%	6	6	12
Infection de l'intestin exclusivement	1 L	5 (10e jour !) L, Be, Y	6
Infection des glandes salivaires exclusivement	2 L, Y	—	2
Infection de l'intestin et des glandes salivaires	3 (infections répétées) B, L	1 L	4

B = Anophèles récoltés entre Bâle et Riehen.
Be = » » dans une ferme près de Bex.
L = » » dans une ferme à Lausanne-Vidy.
Y = » » à Yverdon et à Yvonand.

Nous pouvons déduire les faits suivants :

1. Les espèces *Anoph. maculipennis* typ. et *Anoph. bifurcatus*, vivant actuellement dans des régions d'anciens foyers de malaria, ne présentent aucune immunité vis-à-vis du *plasmodium vivax*, mais sont parfaitement capables de développer une sporogonie typique avec cystes intestinaux et infection des glandes salivaires. La réinfection de l'homme n'a pas été tentée.

2. La formation des cystes intestinaux réussit de préférence lorsqu'on appose les Moustiques plusieurs fois de suite sur des malades porteurs de gamètes (des repas de sang répétés par intervalles de trois à quatre jours augmentent la chance d'infection). Il est en outre nécessaire, au moins dans les vingt-

quatre heures qui suivent le repas, de maintenir les moustiques à une température de 20 à 24° C. D'après mes observations, les cystes sont formés au plus tôt dix jours après le repas infectant.

3. L'infection des glandes salivaires réussit moins bien lorsque les moustiques se trouvent déjà au seuil de la diapause hivernale (fin octobre), cela est probablement dû au fait que leur activité physiologique est réduite et qu'on ne réussit plus à la réveiller par une élévation artificielle de la température.
4. Un intestin dont les cystes ont tous expulsé leurs sporozoïtes se restitue normalement. Cependant des infections répétées sont assez fréquentes; on trouve alors sur la paroi intestinale des cystes de tout âge dont le nombre peut atteindre environ 500.
5. Le matériel sporogonique récolté n'était pas assez abondant pour faire une étude cytologique très détaillée sur le développement des cystes. L'examen de nos préparations permet cependant de confirmer les descriptions que Grassi et d'autres auteurs en ont donné.
6. Les Moustiques supportent en général des infections, même massives, sans retentissement sur leur état général. Dans un seul cas cependant j'ai pu constater qu'une infection abondante du corps par des sporozoïtes était accompagnée de signes d'affaiblissement très nets.

Maintenant que nous avons la preuve que les deux espèces d'Anophèles les plus répandues chez nous sont capables de devenir infectieuses et que par là même l'hypothèse d'une immunité éventuelle doit tomber, nous devons admettre que ce sont les autres facteurs invoqués par Galli-Valerio qui avaient suffi à eux seuls à faire disparaître la maladie en Suisse.

Quant au danger qu'un de ces foyers puisse être réactivé, il me semble minime, sinon pratiquement inexistant par les raisons suivantes:

Un Anophèle n'aura guère l'occasion de rencontrer en Suisse un porteur de gamètes et, même si c'était le cas, un unique repas de sang ne suffira généralement pas pour développer la sporogonie. La perspective deviendrait déjà plus favorable lorsqu'il y aurait un rassemblement de malariques dans une certaine localité. (C'était

le cas dans les camps d'internés malariques qu'on a d'ailleurs transférés dans des régions élevées où l'Anophèle fait défaut.) Mais même s'il y a un rassemblement de malariques, le Moustique ne peut devenir vecteur que lorsque les conditions de température le permettent, c'est-à-dire quand l'Anophèle fraîchement gorgé se trouve pendant environ vingt-quatre heures dans une température d'au moins 18° C. Dans notre climat, il y a relativement peu de jours dans l'année où ces conditions sont remplies; surtout pendant les heures du soir, où le Moustique s'attaque le plus à l'homme.

Dans mes expériences, à peine 9% des Anophèles qui ont pris des repas répétés sur des porteurs de gamètes sont devenus infectieux. Dans la nature, ce pourcentage peut encore se réduire, car les Moustiques sont exposés à toutes sortes de dangers et risquent de ne pas atteindre le dixième jour où leurs glandes salivaires peuvent commencer à être peuplées de sporozoïtes. J'estime donc que, pour qu'un foyer puisse être activé, il faut non seulement un certain nombre de porteurs de gamètes, mais encore une abondance d'Anophèles, et une température voisine de 20° C.

N° 9. **F. E. Lehmann,** Bern. — Der Auf- und Abbau des Mitoseapparates beim *Tubifex*-Ei und seine stoffliche Beeinflussbarkeit[1]. Mit 2 Textabbildungen. Zoologisches Institut der Universität Bern.

Im Anschluss an die Befruchtung laufen am tierischen Ei in rhythmischer Folge Zellteilungsvorgänge ab. Sie sind von tiefgreifenden Strukturwandlungen im Zytoplasma und im Kernapparat begleitet. Diese Strukturwandlungen lassen sich durch Zentrifugierung beim *Tubifex*-Ei wenigstens teilweise unterdrücken (Eigene Beobachtungen). Völlig können sie ausgeschaltet werden bei Seeigeleiern, die sehr hohen hydrostatischen Drucken unterworfen werden (Pease). Dagegen wird die rhythmisch wechselnde

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der Ciba, Basel.

Bereitschaft, einen Mitoseapparat aufzubauen oder in der Ruhephase zu verharren durch den Druck nicht verändert. Das bedeutet, dass die Eier unabhängig von der Druckwirkung während einer bestimmten Phase in einem „mitotischen Funktionszustand" verharren, der unabhängig von seiner Realisation bestehen kann. Darauf folgt ein „interphasischer Funktionszustand", in dem nur Ruhekerne aber keine Mitosestrukturen stabil sind.

Während des mitotischen Funktionszustandes sind vor allem die strukturbildenden Anteile des Plasmas in Funktion. Es sind nach Monné (Arkiv f. Zoologi, 35, 1944) fädige Elemente von der Art der Chromonemata. Sie bauen den Asterapparat auf und bilden wohl auch den stabilen Anteil der Eirinde. Am Ende der Mitosephase wird die Eirinde sehr beweglich, zugleich erfolgen starke Strömungen im Endoplasma. Die maximale Festigung der Strukturen, die während der Metaphase herrscht, wird abgelöst durch eine zunehmende Verschieblichkeit von Eirinde und Endoplasma. Das bedeutet, dass die Vernetzung der fädigen Plastinelemente zum Teil wieder rückgängig gemacht wird.

Nicht nur mechanische Einwirkungen vermögen den Ablauf der mitotischen Vorgänge zu beeinflussen, sondern auch chemische Mittel. Substanzen, welche die Zellteilung hemmen oder blockieren ohne die Zelle zu töten, kann man als antimitotische Stoffe bezeichnen. Das *Tubifex*-Ei eignet sich sehr gut für die Analyse des antimitotischen Effekts. Unsere Untersuchungen an verschiedenartigen antimitotischen Stoffen zeigen für die einzelnen Substanzen ein recht mannigfaltiges Wirkungsbild. Wir versuchten zunächst, dieses genauer mit zytologischen Befunden zu kennzeichnen, um damit erste Hinweise auf den Wirkungsmechanismus der einzelnen Stoffe zu erhalten, der vermutlich bei den einzelnen Stofftypen nicht gleichartig ist. In dieser Mitteilung werden vor allem einige allgemeine Gesichtspunkte dargelegt, während aus den anschliessenden Mitteilungen von Lüscher und Huber die zytologischen Einzelheiten zu ersehen sind.

1. Inhibitive Antimitotica.

Einige Substanzen hemmen die Furchungsteilung, indem sie in erster Linie die Beweglichkeit des Zytoplasmas, insbesondere der Zelloberfläche oder der Rinde lähmen, ohne dass dabei die Kernstrukturen wesentlich geschädigt zu werden brauchen. Zu diesen

inhibitiven Antimitotica gehören zwei Chinone: 1. Das 1,4-Benzochinon das von Hans HADORN und F. E. LEHMANN untersucht wurde (unveröffentlicht); 2. Das 1,4-Naphthochinon, über dass an dieser Stelle von W. HUBER berichtet wird. (Siehe S. 355)

Die Wirkung des Benzochinons stimmt in manchen Punkten mit derjenigen des Naphtochinons überein. Konzentrationen

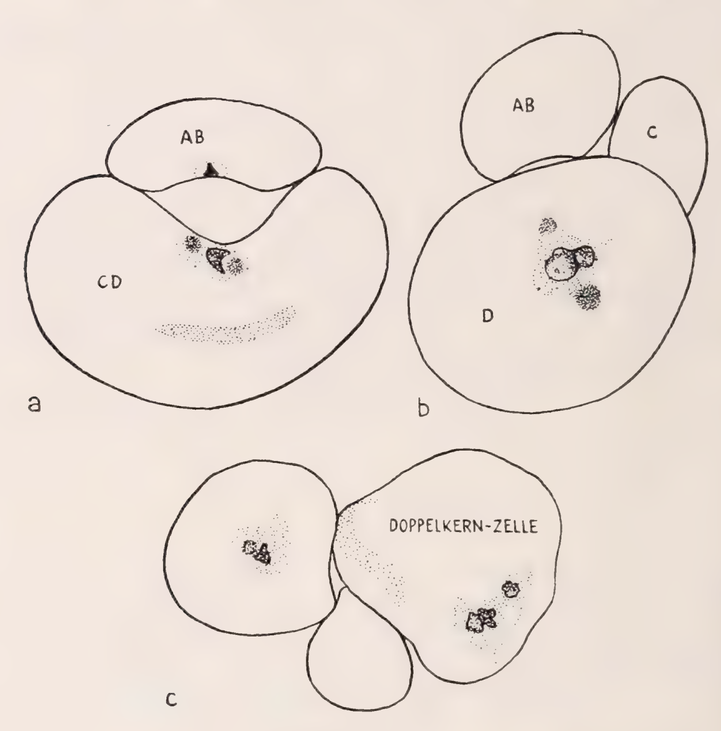


ABB. 1 *a-c*.

Zytologische Wirkungen der Benzochinonbehandlung.

a) Normaler Zweizeller auf dem Stadium der Prophase. Man beachte die Kerngrösse in CD.
b) Behandelter 3-Zeller. AB hat keinen Kern erhalten, ebensowenig wie C. In D setzt eine neue Prophase ein mit einem abnormen Riesenkern, in dem das Chromatin des ganzen Keimes angehäuft ist.
c) Dauerbehandelter Keim nach 24 Std. Er enthält eine doppelkernige Zelle.

zwischen 1 : 8 und 1 : 20 Millionen blockieren Keime, die auf der Metaphase des Einzellstadiums in die Lösung gebracht wurden, als Ein- oder Zweizeller. Solche Keime zeigen noch nach 24 Stunden in allen Fällen deutliche Ruhekerne oder Mitosestadien. Diese

Behandlung hat also im Gegensatz zu derjenigen mit Colchicin, wenn überhaupt, nur einen ganz geringen karyoklastischen Effekt. Dagegen ist die inhibitive Wirkung sehr ausgesprochen. Der Furchungsprozess wird durch stärkere Konzentrationen entweder auf dem Stadium des Ein- oder Zweizellers völlig sistiert und bei

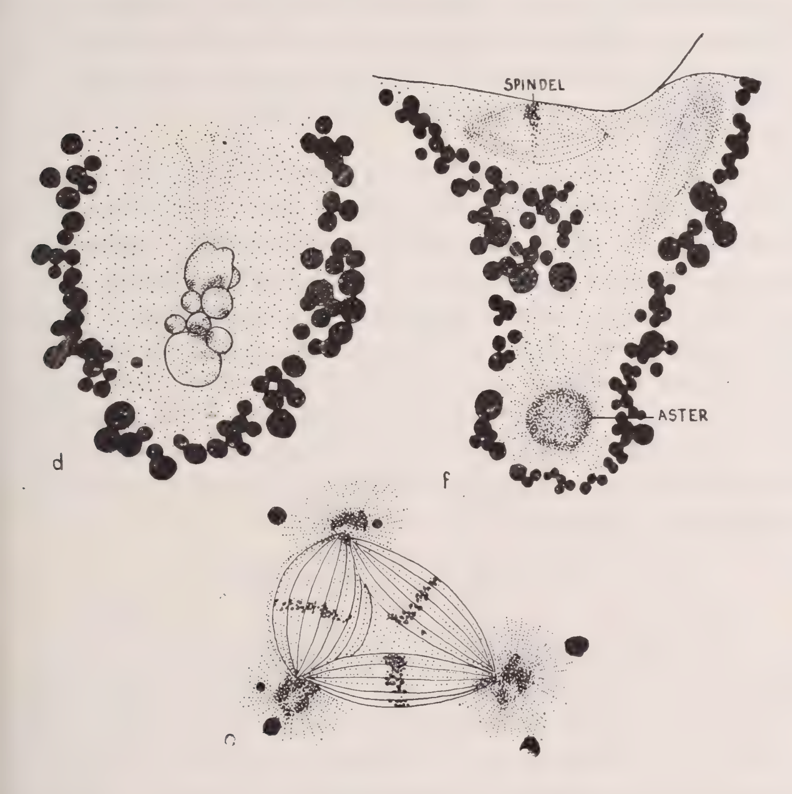


ABB. 1 *d-f*.

d) Kurzbehandelter Keim. Es ist ein Einzeller, der nach 24 Stunden zahlreiche grosse Karyomeren gebildet, aber keine Plasmateilung ausgeführt hat. Dotter schwarz.
e) Keim auf der 2. Furchungsmetaphase mit 1: 2 Millionen behandelt nach 60 Min. Der Aster hat sich von der Spindel gelöst. Dotter schwarz.
f) Tripolare, polyploide Mitose, nach Kurzbehandlung eines Einzellers, der 24 Stunden nach der Behandlung fixiert wurde. Dotter schwarz.

Konzentrationen, die schwächer als 1: 20 Millionen sind, erheblich verlangsamt. Die Aktivität der Karyokinese braucht durch Konzentrationen, welche die Plasmateilung völlig verhindern, nicht blockiert zu sein. Es können weitere Kernteilungen erfolgen. So

treten in der Folge entweder mehrkernige Zellen auf oder einheitliche Riesenkerne (Abb. 1 *b*), die höchstwahrseinlich polyploid sind (Abb. 1 *a-c*).

Genau dieselben Wirkungen können durch kurzdauernde Behandlung der ersten Furchungsmetaphase mit der starken Konzentration von 1:2 Millionen erzielt werden. Dadurch wird das Vermögen zur Plasmateilung weitgehend und bleibend aufgehoben, die Karyokinese kann aber auch hier manchmal weitergehen. Dies führt ebenfalls zu mehrkernigen (Abb. 1 *d*) oder polyploiden Zellen (Abb. 1 *d-f*).

Schwach destruktive Wirkungen haben höhere Konzentrationen von Benzochinon. Die Spindel wird aufgelockert und die Chromosomen zeigen eine abnorme Anordnung. Ferner löst sich die Spindel von den Asteren ab (Abb. 1 *f*). Allerdings kommt es nie zu einer raschen und vollständigen Auflösung dieser Gebilde (Karyoklasie) wie etwa bei Phenanthrenchinon oder Stilboestrol. Somit stehen bei Benzochinon und Naphthochinon inhibitive Wirkungen im Vordergrund, die in erster Linie die Beweglichkeit der Eirinde und des Endoplasmas während der Ana- und Telophase einschränken oder völlig blockieren können, ohne den Kernapparat wesentlich zu schädigen.

2. Destruktive Antimitotica.

Ferner haben wir mehrere Stoffe untersucht, bei denen zusammen mit der irreversiblen Hemmung der Plasmateilung eine mehr oder weniger weitgehende *Zerstörung des Kernapparates* und zwar sowohl der achromatischen wie der chromatischen Komponenten erfolgt. Das Verschwinden der embryonalen Zellkerne nach chemischer Behandlung ist in diesem Ausmasse bisher nur bei *Tubifex*-Eiern beobachtet worden (Lehmann und Woker 1940). Bei Amphibieneiern konnten wir bisher eine so starke karyoklastische Wirkung von antimitotischen Stoffen nicht beobachten. Wir haben also bei *Tubifex* neben den inhibitiven Wirkungen vor allem auch destruktive Wirkungen bei bestimmten Antimitotica gefunden. Dazu gehören das Colchicin (Woker 1944, Rev. suisse Zool., 50; Lüscher 1945) das Stilböstrol (Lüscher, diese Zeitschrift 1945) und das 9,10-Phenanthrenchinon (Huber, diese Zeitschrift 1945). Die von uns geprüften Stoffe scheinen die verschiedenen Funktionszustände im Mitosezyklus in verschiedener Weise zu beeinflussen.

Der *Interphasenkern* scheint stark auf das Colchicin zu reagieren, ebenso wie auch die Pro- und Telophase. Demgegenüber ist der bereits gebildete achromatische Teilungsapparat weniger empfindlich (Lehmann 1943, Lüscher 1945). Seine Bildung kann sogar beschleunigt werden (Lüscher 1945). Immerhin verfallen auch Chromosomen, die in der Prophase ohne Zusammenhang mit einer Spindel gebildet werden können, rasch der Auflösung. Die rhythmisch auftretende anaphasische Oberflächenunruhe wird im Gegensatz zu der Wirkung niedriger Chinone vom Colchicin relativ wenig betroffen (Woker 1944).

Andererseits kann auch die Mitosephase, in der die Gelstrukturen der Asteren und Spindeln aufgebaut werden, direkt angegriffen werden. So wirkt das Stilböstrol, indem es während der Meta- und Anaphase die Auflösung des Spindel- und Asterapparates herbeiführt. Das Phenanthrenchinon trifft dieselbe Phase. Für diesen Stoff ist zudem charakteristisch, dass der achromatische Apparat relativ leicht in seine Komponenten, Spindeln und Asteren auseinanderfällt (Huber 1945), was weder bei der Einwirkung des Colchicins noch bei derjenigen des Stilböstrols der Fall ist.

Diese zytologischen Befunde liefern erste Hinweise darauf, dass die verschiedenen destruktiven Antimitotica nicht alle in derselben Phase maximal wirken und zudem auch die Strukturen des Kern- und Teilungsapparates in verschiedenartiger Weise angreifen.

3. Zusammenfassende Erörterung.

Unter antimitotischen Stoffen verstehen wir Substanzen, welche bei Zellen das Teilungsvermögen selektiv und irreversibel blockieren können, ohne im übrigen letal zu wirken. Die am *Tubifex*-Ei geprüften Antimitotica lassen sich nach ihrer zytologischen Wirkungsweise genauer charakterisieren. Die *inhibitiven Antimitotica* (1,4-Benzochinon und 1,4-Naphtochinon) zeichnen sich dadurch aus, dass sie vor allem durch Blockierung der Phase maximaler Plasmabewegungen (Ana- und Telophase) die Zellteilung verunmöglichen oder stark hemmen. Auch durch geeignete Kurzbehandlung mit Benzochinon kann das Plasma-Teilungsvermögen irreversibel aufgehoben werden, ohne dass die Kernteilung in diesem Falle völlig sistiert zu sein braucht. Es können dabei mehrkernige oder polyploide Zellen entstehen. Den *destruktiven Antimitotica* gemeinsam ist die Zerstörung des Kernapparates bis zur völligen Auflösung, die Karyo-

klasie. Im einzelnen wirken aber die geprüften Stoffe verschieden. Colchicin wirkt vor allem auf den Inter- und Prophasenkern während Stilböstrol und 9,10-Phenanthrenchinon hauptsächlich den Mitoseapparat angreifen. Besonders bemerkenswert ist der Zerfall in Asteren und Spindeln bei der Phenanthrenchinoneinwirkung. Die Beweglichkeit der Rinde und des Endoplasmas wird weniger stark reduziert, so dass Zellabschnürungen auch noch bei starker Schädigung der Keime möglich sind.

Unsere Befunde gestatten es somit, den antimitotischen Effekt verschiedener Stoffe mit Hilfe des *Tubifex*-Testes genauer zu erfassen und für jede geprüfte Substanz ein charakteristisches Wirkungsbild zu entwerfen. Ob sich an anderen Objekten, insbesondere an Amphibieneiern analoge Resultate erzielen lassen, kann heute noch nicht gesagt werden. Entsprechende Versuche sind im Gange. Jedenfalls liess sich für das *Tubifex*-Ei feststellen, dass auch für tierische Zellen Stoffe mit geringem destruktivem Effekt gefunden werden können, die unter günstigen Bedingungen polyploidisieren. Gegenüber Pflanzenzellen scheint das Colchicin eine entsprechend geringe kerndestruktive Wirkung zu haben. Das erklärt seine vorzügliche Eignung bei der Erzeugung polyploider Pflanzenzellen. Beim *Tubifex*-Ei dagegen wirkt die gleiche Substanz sehr stark karyoklastisch ähnlich wie auch das Stilböstrol und das Phenanthrenchinon. So können an diesem Objekt von den genannten Substanzen auch keine ausgesprochenen polyploidisierenden Wirkungen erwartet werden.

Den hier untersuchten Antimitotica dürfte, dank ihrer verschiedenen Wirkungsweise, eine erhebliche Bedeutung für die weitere Analyse des Zellteilungsgeschehens zukommen.

Nº 10. **M. Lüscher,** Bern. — Vergleich der Stilboestrol- und der Colchicineinwirkung auf die Mitose des *Tubifex*-Eies [1]. Mit 10 Textabbildungen.

Zoologisches Institut der Universität Bern.

Über den Einfluss des Colchicins auf den embryonalen Zellkern von *Tubifex* berichteten schon 1940 Lehmann und Woker (Verh. Schweiz. Nat. Ges. Locarno). Es wurde damals gezeigt, dass die erste oder die zweite Furchungsmitose durch starke Konzentrationen (1: 500) von Colchicin blockiert werden kann. Ferner wurde dort gezeigt, dass sich die Kernstrukturen während der Prophase der ersten oder zweiten Furchungsmitose auflösen, und zwar können die Kerne vollständig verschwinden. Dieses vollständige Verschwinden von Kernstrukturen wurde bisher nur bei *Tubifex* beobachtet.

Es hat sich neuerdings gezeigt, dass Stilböstrol, dessen Mitosewirksamkeit schon durch Töndury (Roux' Arch., 142, 1943) nachgewiesen wurde, in geeigneten Konzentrationen ebenfalls die ersten Furchungsmitosen blockiert. Auch Stilböstrol bringt nach kurzer Zeit die Kernstrukturen zum Verschwinden.

Nun hat sich die Frage gestellt, ob der äusserlich gleiche Endzustand der Mitosehemmung unter Kernauflösung in der Zelle unter den gleichen Begleiterscheinungen erreicht wird. Bei der Analyse der Schädigung, zu welcher 113 stilböstrolbehandelte und 150 colchicinbehandelte Keime zytologisch untersucht wurden, hat sich dann ein verschiedener Schädigungsablauf ergeben. Unter Vergleich der zytologischen Befunde werde ich im Folgenden versuchen, die verschiedenen Schädigungstypen dieser „antimitotischen Stoffe" zu charakterisieren.

I. Die Wirkungsbreite der untersuchten Stoffe.

Die Abbildung 1 stellt die Wirkungsbreite des Colchicins und der weiblichen Sexualhormone Östradiol und Stilböstrol dar. Die Versuchskeime gelangten als Einzeller auf dem Stadium der Metaphase in die Lösung und wurden nach 24 Stunden untersucht. Es

---

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der Ciba, Basel.

zeigt sich eine vollkommen andere Wirkung der Sexualhormone im Vergleich zu Colchicin. Dieses wirkt nur in starken Konzentrationen, hat aber einen stoppenden Bereich, der von 1: 500 bis 1: 50.000 geht. In diesem ganzen Konzentrationsbereich werden die Keime

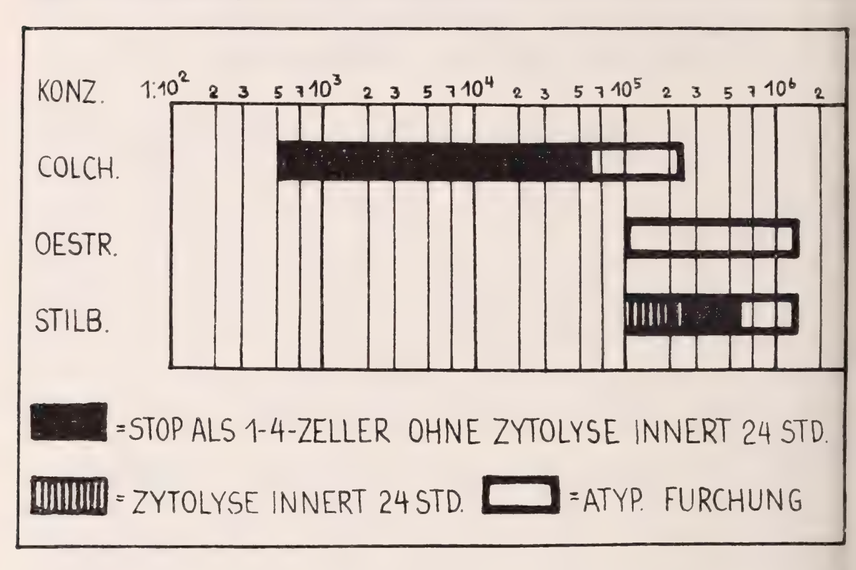


ABB. 1.
Wirkungsbreite von Colchicin, Oestradiol und Stilboestrol.

als 1-4-Zeller blockiert, ohne dass innert 24 Stunden Zytolyse eintritt. In Konzentrationen von 1: 70.000 bis 1: 100.000 wird die Furchung atypisch, die Differenzierungsfähigkeit der Zellen geht verloren, und die Keime sterben nach einigen Tagen (vergl. auch WOKER 1944, Rev. suisse Zool., 51).

Im Gegensatz zu Colchicin sind die weiblichen Sexualhormone viel zytolytischer, aber auch bedeutend wirksamer. Östradiol hat allerdings keinen eigentlich stoppenden Bereich; denn es bewirkt in gesättigter Lösung von 1: 100.000 nur eine atypische Furchung und nur in Einzelfällen eine Blockierung. Dagegen werden die Keime durch Stilböstrol in Konzentrationen von 1: 300.000 bis 1: 500.000 auf dem 2-4-Zellstadium blockiert, ohne dass innert 24 Stunden Zytolyse eintritt. Erst in einer Konzentration von 1: 3.000.000 bleibt die Entwicklung unbeeinflusst. In der gesättigten Lösung von 1: 100.000 werden die Keime als 2-Zeller blockiert, gehen aber nach einigen Stunden unter Zytolyse zugrunde.

Da Östradiol keinen Bereich hat, in dem es die Zellteilung blockiert, ohne zytolytisch zu sein, beschränkt sich die zytologische Untersuchung auf die Wirkung des Stilböstrols und des Colchicins. Der im Gegensatz zu Colchicin sehr schmale Bereich des Stilböstrols scheint mir für die Wirkung sehr charakteristisch zu sein.

II. Die zytologische Wirkung.

Es soll zunächst die zytologische Wirkung des Colchicins dargestellt werden. Da Colchicin sehr langsam in die Keime eindringt, wurden diese vor der zweiten Reifungsteilung in die Lösung gebracht und bis zur Fixierung darin gelassen. Colchicin wirkt unmittelbar fördernd auf die Mitose, d. h., wenn überhaupt noch eine Mitose eintritt, so wird sie beschleunigt (Abb. 3). In einer starken Konzentration (1: 1.000) wird der Kern in der Prophase pyknotisch (Abb. 2) und zerfällt nach kurzer Zeit. Unter Umständen kommt es noch zur Bildung der Chromosomen; aber die Spindelbildung unterbleibt. So kommt es zum typischen Bild der blockierten „Metaphase". Wählt man die Konzentration etwas schwächer (1: 3.000) so läuft die erste Furchungsteilung ungehindert ab. Der Kern der AB-Zelle wird in der nächsten Prophase pyknotisch und wird in gleicher Weise aufgelöst (vergl. Abb. 3-6). In der CD-Zelle läuft aber auch noch die zweite Furchungsmitose ab und erst in der Telophase beginnt auch hier die Degeneration der entstehenden Ruhekerne (Abb. 5). Auch diese werden pyknotisch (Abb. 6) und zerfallen nach kurzer Zeit. Colchicin greift also in der Ruhephase an. Wenn aber noch eine Spindelbildung zustande kommt, so läuft die ganze Mitose ungehindert ab, und das Gift greift erst in der nächsten Ruhephase wieder ein.

Nach Behandlung mit Stilböstrol finden wir ein ganz anderes Wirkungsbild. Stilböstrol dringt rasch in die Keime ein, sodass es genügt, diese als Einzeller auf dem Stadium der Metaphase in die Lösung zu bringen, um einen Zerfall des Kernapparats in der CD-Zelle während der zweiten Furchungsmitose herbeizuführen. In einer Konzentration von 1: 300.000 bleiben die Keime meist auch auf dem Dreizellstadium stehen, doch setzt die Degeneration des Kernapparates bereits bei Beginn der Metaphase ein. In der Prophase (Abb. 7) ist noch keine Veränderung zu erkennen. Die Spindel wird zwar gebildet, doch sind die Spindelfasern oft sehr wirr und stark aufgelockert. Auch kann sich die Spindel nicht immer voll-

kommen strecken (Abb. 8). Im Zusammenhang mit der Auflockerung der Spindel sind die Chromosomen oft weit verstreut und können sich nicht zu einer schönen Äquatorialplatte ordnen. Schon während der Anaphase wird die Spindel aufgelöst, und die Chromosomen ballen sich zu Körnern zusammen (Abb. 9). Wenn die Chromosomen noch auseinanderweichen können, so wird die C-Zelle noch abgeschnürt. Wenn die Kontrollkeime die Telophase erreicht haben, sind in den Versuchskeimen meist nur noch undeutliche Kernreste vorhanden. Von der Spindel ist meist nichts mehr zu finden (Abb. 10). Die Wirkung des Stilböstrols ist jedoch nicht streng phasenspezifisch wie diejenige des Colchicins, denn je nach dem Zeitpunkt des Behandlungsbeginns kann der Zerfall der Spindel früher oder später einsetzen. Charakteristisch für die Wirkung des Stilböstrols ist auch, dass es in wenig schwächeren Konzentrationen, etwa 1 : 350.000 oder 1 : 400.000 bereits viel weniger wirksam

---

Abb. 2-6.

Zytologische Bilder von mit Colchicin behandelten Keimen.
a) Kontrollkeim, *b*) Versuchskeim.
Vergr. 240 ×.

Abb. 2: Nach 7-stündiger Einwirkung einer Lösung 1 : 1000 ist der erste Furchungskern pyknotisch geworden.

Abb. 3: Nach 8-stündiger Behandlung in einer Lösung 1 : 3000 hat der Keim die erste Furchungsteilung überstanden. In der CD-Zelle ist die zweite Furchungsspindel gebildet. Die Mitose im Versuchskeim ist weiter fortgeschritten als die des Kontrollkeims. In der AB-Zelle ein Ruhekern.

Abb. 4: Nach 8 ½-stündiger Einwirkung einer Lösung 1 : 3000 ist in der CD-Zelle die Metaphase erreicht worden. In der AB-Zelle ist der Kern bereits pyknotisch geworden.

Abb. 5: In der CD-Zelle ist in der Lösung 1 : 3000 die Telophase erreicht worden. Die entstehenden Tochterkerne werden bereits etwas pyknotisch. In der AB-Zelle befinden sich nur noch spärliche Kernreste.

Abb. 6: Die C-Zelle ist in der Lösung 1 : 3000 abgeschnürt worden. In C und D finden sich pyknotische Kerne. In der AB-Zelle ist der Kern vollkommen aufgelöst.

Abb. 7-10.

Zytologische Bilder von mit Stilboestrol behandelten Keimen.
a) Kontrollkeim, *b*) und *c*) Versuchskeime.
Vergr. 240 ×.

Abb. 7: Nach 4-stündiger Einwirkung der Lösung 1 : 300.000 wurde eine normale Prophase erreicht.

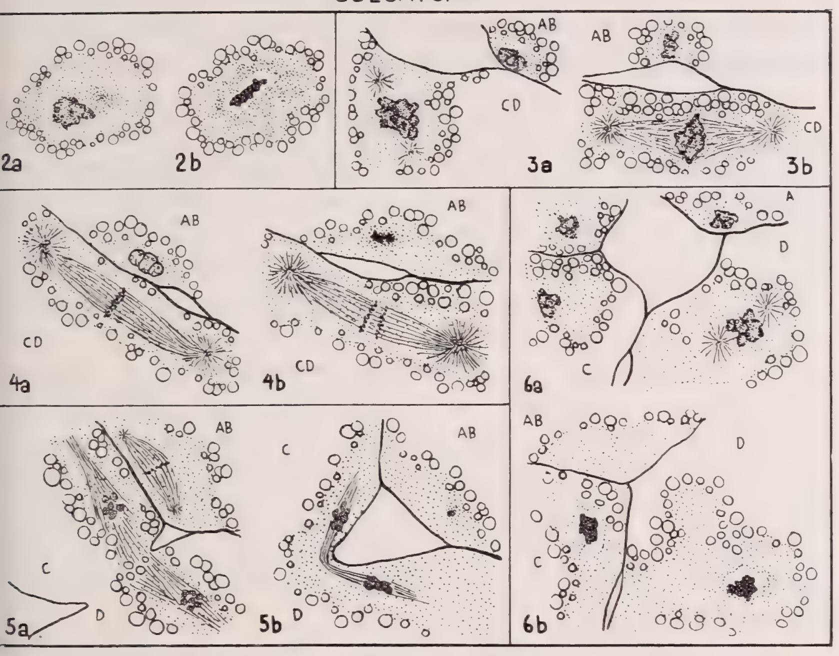
Abb. 8: Nach 4 ½-stündiger Einwirkung der Lösung 1 : 300.000 wurde die Metaphase erreicht. Die Spindel hat sich nicht gestreckt und ist stark aufgelockert.

Abb. 9: Nach 5-stündiger Einwirkung der Lösung 1 : 300.000 ist die Spindel in Auflösung. Die Chromosomen beginnen, sich zusammenzuballen.

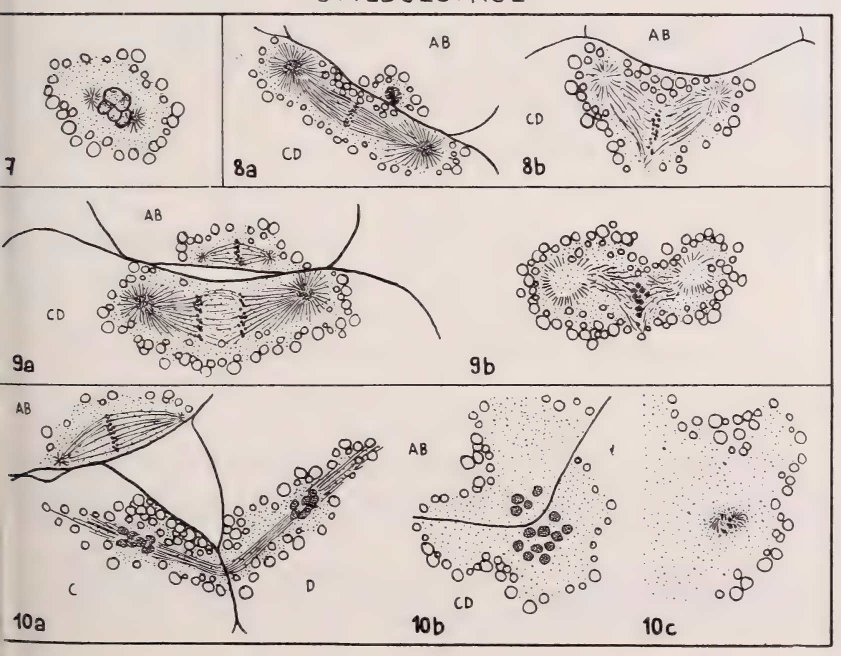
Abb. 10: Nach 5-stündiger Einwirkung einer Lösung 1 : 200.000 finden sich stark färbbare Chromatinkörner oder nur noch undeutliche Kernreste. Der Kontrollkeim hat hier das 3-Zellstadium bereits erreicht.

In allen zytologischen Bildern sind die Dotterkörner konturiert. Zur Bezeichnung der Furchungszellen vergl. Woker 1944 (*Rev. suisse Zool.*, 51).

COLCHICIN



STILBOESTROL



ist und den Kernzerfall erst in späteren Stadien hervorruft. Im Gegensatz dazu wirkt Colchicin fast in seiner ganzen grossen Wirkungsbreite in der gleichen Weise.

III. Zusammenfassung.

Beim Colchicin erfolgt die Degeneration des Kernapparates in der Interphase. Der Ruhekern wird pyknotisch. Unter Umständen kommt es noch zur Bildung von Chromosomen, die dann kollabieren und sich auflösen. Wenn aber auch noch die Spindel gebildet wird, so läuft der ganze Mitosezyklus ab, und es kommt erst in der nächsten Ruhephase zur Blockierung und Kernauflösung.

Die Wirkung des Stilböstrols ist nicht so eindeutig phasenspezifisch. Im Gegensatz zur Colchicinwirkung wird auch die Spindel in der Metaphase und Anaphase angegriffen. Sie kann sich nicht normal strecken und wird im Zusammenhang damit stark aufgelockert. Erst nachdem die Spindel fast vollkommen aufgelöst ist, erfolgt die Degeneration des chromatischen Apparates. Die Chromosomen bilden charakteristische Körnchen und lösen sich dann auf.

Damit glaube ich, gezeigt zu haben, dass diese zwei antimitotischen Stoffe, deren destruktive Wirkung auf den Kern nach längerer Einwirkung das gleiche Bild ergibt, dasselbe Endresultat herbeiführen können, indem sie auf verschiedene Weise in den Kernteilungsmechanismus eingreifen.

N° 11. **W. Huber**, Bern. — Der Mitoseablauf bei *Tubifex* unter dem Einfluss von Naphtho- und Phenanthrenchinon [1]. Mit 4 Textabbildungen.

Zoologisches Institut der Universität Bern.

1. Einleitung.

Im Jahre 1942 hat Lehmann [2] neben einigen Aminen eine Reihe von Chinonen auf ihre mitosehemmende Wirkung am *Tubifex*-Ei

---

[1] Mit Unterstützung der Ciba, Basel, ausgeführt unter der Leitung von Herrn Prof. F. E. Lehmann.

[2] Verh. Verein Schweiz. Physiol., Juni 1942.

geprüft und deren Wirkungsbreite ermittelt. Dadurch wurde die Eignung dieses neuen Testobjektes erwiesen. Da man eine verschiedene Wirkungsweise dieser Chinone vermutete, wurden deren zwei genauer untersucht. Es handelt sich um das 1, 4-Naphthochinon und das 9, 10-Phenanthrenchinon. Von beiden Stoffen wurden Konzentrationsreihen hergestellt. Die Versuchskeime wurden stets auf dem Stadium des Einzellers und zwar während der Ausbildung der Metaphasespindel in die Lösungen gebracht. Im folgenden soll über die zytologischen Effekte dieser beiden Stoffe nach 3—5-stündiger Dauerbehandlung berichtet werden.

2. Die Wirkung von Naphthochinon.

a) *Die Hemmung der Zellteilung.*

Die Hemmung konnte entweder sehr rasch erfolgen (Stop als Einzeller) oder es lief die erste Zellteilung noch ab und der Keim blieb als Zweizeller stehen (Stop als Zweizeller). Mehr als 50% Einzeller kommen in Konzentrationsbereich 1: 2 M—1: 3,5 M vor. Kleinere und beträchtlich schwankende Anteile von Einzellern finden sich bis zu 1: 12 M, bei welcher Konzentration schon über 70% der Versuchskeime dreizellig werden. Relativ häufig und ebenfalls mit schwankendem Prozentanteil (4—30%) treten im Bereich 1: 3 M—1: 12 M Keime mit angelegter oder unvollständig abgeschnürter AB-Zelle auf. Von 1: 4 M bis 1: 9 M sind die als Zweizeller gestoppten Keime mit über 50% vertreten. Gleichzeitig kommen bei der Konzentration 1: 4 M erstmals Dreizeller vor. Ihr Anteil nimmt mit abnehmender Konzentration zu und erreicht bei 1: 15 M 100%. Hier treten auch Keime auf, die sich vereinzelt zu normalen Würmern entwickeln können.

b) *Die Beeinflussung des Mitoseapparates.*

Die bei stärkeren Konzentrationen blockierten Einzeller haben stark reduzierte Metaphasespindeln ohne Asteren. Die Chromosomen sind zu kleineren Brocken verklumpt (Abb. 1*a*). Die bei schwächeren Konzentrationen gestoppten Einzeller, die Keime mit angelegter oder unvollständig abgeschnürter AB-Zelle [1] und die blockierten Zweizeller zeigen schwach blasige Ruhekerne. Bei den

---

[1] Bezeichnung der Zellen und Ablauf der Normalentwicklung siehe Woker 1944. Rev. suisse Zool., 51.

Einzellern können diese weit auseinander liegen, sie können aber auch einander stark genähert sein. Dies ist ein Zeichen für die oft unterbleibende Streckung der ersten Furchungsspindel (Abb. 1*b*, *c*).

Abb. 1.

Naphthochinon.

a) Konz. 1 : 2 M. Stark reduzierte erste Furchungsspindel mit verklumptem Chromatin. 700 ×.
b) Konz. 1 : 3 M. Gestoppter Einzeller mit angelegter AB Zelle. Die beiden Kerne liegen nebeneinander. 150 ×.
c) Konz. 1 : 3 M. Blockierter Zweizeller mit unvollständiger Furche. Beide Kerne in der CD-Zelle. 150 ×.

Je nachdem, ob sich die Spindel richtig gestreckt hat und bei Zweizellern die Furchung auf dem richtigen Niveau erfolgte, entstehen Keime, die normal bekernt sind und solche mit abnorm kleiner, kernloser AB-Zelle und zweikerniger CD-Zelle (Abb. 2*a*, *b* und *c*).

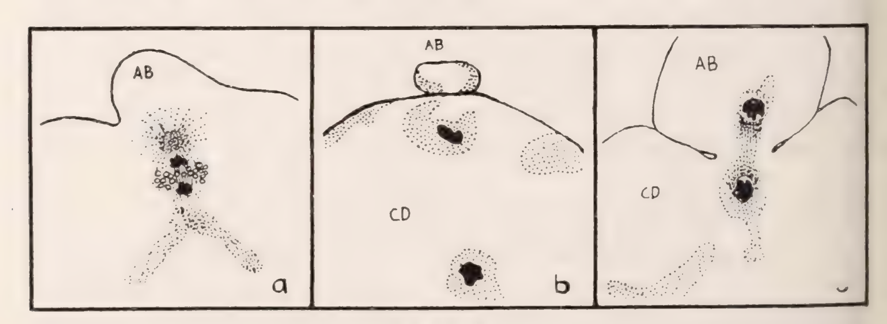


Abb. 2.

Naphthochinon.

a) Konz. 1 : 7 M. Wenig gestreckte Anaphasenspindel. Die AB-Zelle wird in zu hohem Niveau abgeschnürt. 150 ×.
b) Konz. 1 : 3 M. Abnorm kleine, kernlose AB-Zelle. Die beiden Kerne liegen in CD. 150 ×.
c) Normalkeim. Normal gestreckte Anaphasespindel. Die AB-Zelle ist weitgehend abgeschnürt. 150 ×.

Alle Keime, die in den 2. Furchungszyklus eintreten, zeigen nur geringfügige Störungen des Mitoseapparates: frühes Einfliessen von Dotter in die Äquatorzone (Abb. 3*a*), wirre Spindelfasern, kurzstrahlige Asteren. Sobald Dreizeller entstehen, sind diese auch normal bekernt. Der normale Ablauf der zweiten Kernteilung ist aber nicht immer von einer Abschnürung der C-Zelle gefolgt. Bei mittleren Konzentrationen finden sich Keime, bei denen die zweite Kernteilung bis zum Ruhekernstadium mit starker Verzögerung ablief, bei denen aber die Abschnürung von C in noch stärkerem Masse verzögert ist oder eventuell ganz unterbleibt (Abb. 3*b* und *c*).

Abb. 3.

Naphthochinon.

a) Konz. 1: 7 M. Frühes Einfliessen von Dotter in die Aequatorzone der 2. Furchungsspindel. 360 ×.
b) Konz. 1: 3 M. Erschwerte Abschnürung der C-Zelle. Spindel in der Telophase. 150 ×.
c) Normalkeim. Gleiches Mitosestadium wie *b*, die C-Zelle ist jedoch schon weitgehend abgeschnürt. 150 ×.

Der zytoplasmatische Teilungsmechanismus ist demnach viel stärker geschädigt als der Mitoseapparat. Die beschriebenen Befunde ergeben zusammengefasst folgendes Wirkungsbild: Naphthochinon vermag auch bei stärksten Konzentrationen die Spindelstrukturen nicht vollständig aufzulösen. Bei Konzentrationen, die den normalen Ablauf der Furchung noch verhindern, ist der Spindelapparat schon weitgehend normal. Das Chromatin wird kaum angegriffen.

3. Die Wirkung von Phenanthrenchinon.

a) *Die Hemmung der Zellteilung.*

Wie bei Naphthochinon kann auch mit geeigneten Konzentrationen von Phenanthrenchinon eine sofortige Hemmung der Zell-

teilung (Stop als Einzeller) oder eine Hemmung nach Ablauf der ersten Furchungsteilung (Stop als Zweizeller) erreicht werden. Von 1: 8 M bis 1: 18 M kommen in abnehmender Zahl gestoppte Einzeller und in zunehmender Zahl blockierte Zweizeller vor. Mit mehr als 50% der Versuchskeime sind die letzteren im Konzentrationsintervall von 1: 3,5 M bis 1: 30 M vertreten. Mit wechselndem Prozentanteil und gegenüber Naphthochinon zurücktretend finden sich bis zu 1: 30 M Einzeller mit angelegter oder unvollständig abgeschnürter AB-Zelle. Bei 1: 16 M kommen erstmals Zweizeller vor, die in den zweiten Furchungszyklus eintreten. Prophase und Metaphase werden normal durchlaufen, in der Anaphase macht sich eine Verzögerung der Entwicklungsgeschwindigkeit bemerkbar, die mit abnehmender Konzentration geringer wird und bei 1: 35 M verschwindet. Bei dieser Konzentration erscheinen die ersten Keime, die sich zu normalen Würmern entwickeln können.

b) *Die Beeinflussung des Mitoseapparates.*

Im Gegensatz zu Naphthochinon, das die Kerne nicht oder doch nur schwach schädigt, bewirkt Phenanthrenchinon wie das Colchicin (Woker 1944) [1] Auflösung des Chromatins. Im Bereich von 1: 8 M bis 1: 18 M sind etwas weniger als 50% der Versuchskeime chromatinlos. Wo noch Kerne nachgewiesen werden können, zeigen sie Auflösungserscheinungen. Der Kernzerfall äussert sich zunächst in einer Volumenzunahme und oft in einer Aufspaltung der Kerns in mehrere Brocken (Abb. 4*a*). Kerne und Kernfragmente liegen stets in farblosen Vacuolen. Aus der Lage der Kerne in gestoppten Einzellern kann in vielen Fällen geschlossen werden, dass die Kernteilung noch ablief. Das bei Behandlungsbeginn bestehende Gel (erste Furchungsspindel) wird im Laufe der ersten Teilung verflüssigt und seine Neubildung zu Beginn des zweiten Zyklus wird verunmöglicht. Die Polplasmen haben erhöhte Beweglichkeit, meist sammeln sie sich an einem Pol an und falls eine Abschnürung von AB zustande kommt, kann diese vorwiegend aus dotterfreiem Plasma bestehen (Abb. 4*b*). Vacuolisiertes Plasma ist charakteristisch für die Phenanthrenchinonwirkung.

Die Verzögerung der Zytoplasmateilung bei den Keimen, die in den zweiten Teilungszyklus eintreten, macht sich wie bei Naphtho-

[1] Rev. suisse Zool., 51.

chinonbehandlung in der Anaphase bemerkbar. Während aber die Naphthochinonkeime an ihren Spindelapparaten nur geringfügige Störungen zeigen, ist der Spindelapparat bei den Phenanthrenchinonkeimen noch ausserdentlich stark geschädigt. Bis zu 1: 25 M sind stark reduzierte Spindeln und isolierte Asteren die häufigsten

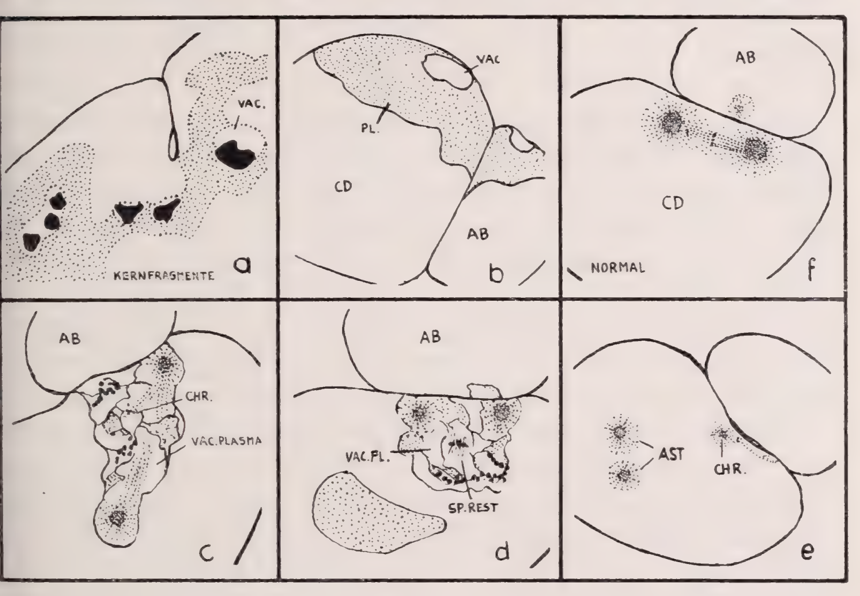


Abb. 4.

Phenanthrenchinon.

a) Konz. 1: 8 M. Gestoppter Einzeller mit angelegter Furche. Es sind zahlreiche Kernfragmente (schwarz) vorhanden. 360 ×.
b) Konz. 1: 16 M. Blockierter, völlig kernoser Zweizeller. Die Polplasmen haben sich an einem Pol angesammelt. An der Oberfläche der beiden Zellen je eine grosse Vacuole. 120 ×.
c) Konz. 1: 18 M. Normal deformierter Keim mit defekter Metaphasespindel. Vacuolisiertes Plasma in der Umgebung der Spindel. 150 ×.
d) Konz. 1: 25 M. Reduzierte Metaphasespindel die sich abgelöst hat (Sp.-rest). Isolierte Asteren in normaler Lage. 150 ×.
e) Konz. 1: 18 M. Zweizeller in normaler Anaphase-Deformation von CD. Die Spindel ist zurückgebildet. Isolierte Asteren in abnormer Lage. 120 ×.
f) Normalkeim mit Metaphasespindel in CD. Man beachte die übereinstimmende asymmetrische Deformation der CD-Zelle mit derjenigen der Versuchskeime (*c* u. *e*). 150 ×.

Defekte (Abb. 4 *c*, *d* und *e*). Die Spindeln sind von vacuolisiertem Plasma umgeben und die Chromosomen liegen, falls sie noch nachgewiesen werden können, zerstreut in diesen Vacuolen. Während die Formveränderung der Versuchskeime mit Ausnahme

der Verzögerung normal verläuft, die laminare Verschieblichkeit der Eirinde (LEHMANN 1943) [1] also nicht mehr stark beeinträchtigt ist, vermag Phenanthrenchinon das Spindel- und Asteren-Gel noch stark zu reduzieren und karyoklastisch zu wirken. Ob Keime mit derart tiefgreifenden zytologischen Störungen weiterfurchen und eventuell kernlose C-Zellen abschnüren, kann nicht entschieden werden. Es kommen zwar chromatinlose Dreizeller vor, diese könnten aber so entstanden sein, dass die Kerne erst *nach* der Abschnürung der C-Zelle aufgelöst wurden. Selbst die normal furchenden Keime der Konzentrationsstufe 1 : 35 M zeigen noch zytologische Abnormitäten, die auf den ersten Blick einen normalen Ablauf der 2. Mitose als unmöglich erscheinen lassen. Entweder sind die Spindeln in abnormer Lage oder die Asteren der zweiten Prophasespindel heften sich an die Eirinde, wobei die Spindel während der Anaphasestreckung halbkreisförmig gekrümmt wird. Die schwächsten nachweisbaren Störungen sind wie bei Naphthochinonbehandlung wirre Spindelfasern und kurzstrahlige Asteren.

Die mitosehemmende Wirkung von Phenanthrenchinon kann wie folgt umschrieben und gegen die Naphthochinonwirkung abgegrenzt werden: Phenanthrenchinon wirkt mässig karyoklastisch und zeigt auch in bezug auf Vacuolenbildung und Spindelzerstörung Anklänge an das stark karyoklastische Colchicin. Von diesem unterscheidet es sich jedoch deutlich dadurch, dass durch seine Einwirkung die Asteren von den Spindeln gelöst werden können. Verglichen mit Naphthochinon beeinträchtigt es die zytoplasmatische Teilung bedeutend schwächer.

Die beiden Stoffe zeigen also charakteristische Unterschiede in ihrer Wirkung. Beide beeinflussen die Mitose selektiv, aber in verschiedener Weise. Naphthochinon stört die Plasmateilung stärker als die Kernteilung und ist wenig karyoklastisch, während Phenanthrenchinon hauptsächlich den Mitoseapparat schädigt und die Furchung weniger beeinträchtigt.

[1] Rev. suisse Zool., 50.

No 12. **H. Hediger,** Basel. — Zur Biologie des Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris* L.). Mit 3 Textabbildungen.

Zoologischer Garten Basel.

Das Eichhörnchen gehört zu denjenigen einheimischen Säugetieren, die zwar ausserordentlich volkstümlich sind und nach eidgenössischem Gesetz jagdbares Wild darstellen, über deren Biologie wir aber noch erstaunlich wenig wissen. Ebenso wie etwa der Feldhase (Hediger 1941) ist auch das Eichhörnchen kaum je in Gefangenschaft gezüchtet worden, jedenfalls liegen keine genauen Angaben darüber vor, sodass wir selbst über die banalsten Daten seiner Fortpflanzungsbiologie wie z. B. Brunftzeit, Tragzeit, Alter beim Öffnen der Augen usw. noch weitgehend im Unklaren sind. Ob und unter welchen Gefangenschaftsbedingungen die Beobachtungen von Liebermann (1930) angestellt worden sind, lässt sich seiner Mitteilung leider nicht entnehmen. Das Beispiel des Eichhörnchens zeigt übrigens wieder einmal, dass sich genaue Angaben über die Fortpflanzungsbiologie eines Säugetieres eben nur in Gefangenschaft ermitteln lassen. Es ist vorgesehen, im Basler Zoologischen Garten Zuchtversuche mit Eichhörnchen durchzuführen.

Noch erstaunlicher als das Fehlen genauer Fortpflanzungsdaten bei diesem häufigen und auffälligen Nager sind die bis heute in der Literatur anzutreffenden Unklarheiten hinsichtlich des angeblichen Winterschlafes. Seitdem E. A. Göldi (1914, S. 222) in seinem klassischen Werk über „Die Tierwelt der Schweiz" im Abschnitt über das Eichhörnchen merkwürdigerweise die Behauptung aufgestellt hat, „dass es einen Winterschlaf hält", findet sich diese irrtümliche Angabe in der Literatur immer wieder, auch im populären Schrifttum (z. B. Feuerstein 1945, S. 80) und — was bedenklicher ist — in Naturkundebüchern, die an den Schulen verschiedener Kantone verwendet werden (z. B. Bern, Zürich) und auch in einer Schrift, die im Auftrage der Kommission für interkantonale Schulfragen des Schweizerischen Lehrervereins herausgegeben worden ist (Zollinger 1942).

Zwar fehlt es glücklicherweise auch nicht an Publikationen, in denen es klipp und klar heisst, das Eichhörnchen halte keinen Winterschlaf (z. B. GUGGISBERG 1944, S. 9); aber man vermisst dann in der Regel positive Angaben, wie denn das Eichhörnchen den Winter verbringt und wie es zu seinem Futter gelangt.

In einer weiteren Kategorie des Schrifttums, wie z. B. in Brehms Tierleben (1914, Bd. 11, S. 549), heisst es, das Eichhörnchen verbringe im Winter bei ungünstiger Witterung unter Umständen mehrere Tage nacheinander schlafend im Nest: „In dem kalten Sibirien tritt nach dem regen Leben im Herbste eine mit dem fortschreitenden Winter sich steigernde Trägheit ein, die zu einem Winterschlafe von kurzer Dauer ausarten kann. Die Hörnchen verlassen ihr Nest zuerst nur wenige Stunden täglich, später tagelang gar nicht mehr, und die sie verfolgenden Jäger müssen, um ihrer ansichtig zu werden, mit dem Beile an hohle Bäume anklopfen und sie erst aufscheuchen. Auch bei uns zulande liegen sie oft tagelang ruhig im Neste..." Das „Erwachen" der sibirischen Eichhörnchen erfolgt also jedenfalls sehr plötzlich.

KRUMBIEGEL (1930, S. 288) spricht von einem „unregelmässigen Winterschlaf" des Eichhörnchens; ähnlich drückt sich MOHR (1938, S. 35) aus. Endlich heisst es in einer weiteren Kategorie von Literatur, beim Eichhörnchen sei gewissermassen eine Vorstufe des Winterschlafes festzustellen (z. B. BIEGER und WAHLSTRÖM 1938, S. 67), weil es bei schlechtem Wetter das Nest zuweilen während mehrerer Tage nicht verlasse. Hier sei jedoch daran erinnert, dass ein Verharren im Lager während mehrerer Tage bei schlechter Witterung gelegentlich auch bei vielen anderen Säugetieren zu beobachten ist und mit Winterschlaf nichts zu tun hat. In seiner Arbeit über den Schlaf der Tiere bezeichnet auch ZSCHOKKE (1916, S. 36) das Eichhörnchen nicht als einen echten Winterschläfer. In seinen Anmerkungen zu v. TSCHUDIS „Biographien und Tierzeichnungen aus dem Tierleben der Alpenwelt" (1917, S. 127) sagt er eindeutig: „Ein Winterschläfer ist das Tierchen nicht."

Was unter Winterschlaf bei einem Säugetier zu verstehen ist, wurde wiederholt klar definiert (z. B. von EISENTRAUT 1937, S. 85). Es ist ein bestimmter, wochen- oder monatelang anhaltender lethargischer Ruhezustand, in welchem die Körpertemperatur, die Herz- und Atemfrequenz und somit der gesamte Stoffwechsel, die Bewegungsfähigkeit und die Sinnesfunktionen eine ganz bedeutende

Herabsetzung erfahren. „Es ist also die Veränderung der Körperwärme mit all ihren Begleiterscheinungen, die den Winterschlaf auszeichnet und die einen tiefen Eingriff in den normalen Lebensablauf eines Warmblüters bedeutet" (EISENTRAUT 1933, S. 52). Gerade für das Eichhörnchen konnte EISENTRAUT (S. 62) jedoch eine konstante Körpertemperatur feststellen, weshalb er dieses Nagetier mit Recht nicht zu den Winterschläfern rechnet, sondern lediglich zu den Tieren, die eine „Winterruhe" zeigen, welche nicht mit tiefgreifenden physiologischen Veränderungen verknüpft ist. In der Tat figuriert das Eichhörnchen bezeichnenderweise nirgends unter den Versuchstieren, an denen die physiologische Seite des Winterschlaf-Phänomens untersucht werden konnte, wie sich aus den zusammenfassenden Darstellungen (z. B. von FERDMANN und FEINSCHMIDT 1942) ergibt. Andererseits gehören die zahlreichen, „zahmen", im Schnee herumhüpfenden Eichhörnchen als ein nicht wegzudenkender Bestandteil zum Bild unserer winterlichen Kurorte und Wintersportplätze; auf vielen Ansichtskarten sind die beliebten Tierchen in diesem typischen Milieu verewigt und es ist eigentlich unverständlich, wieso das Eichhörnchen trotzdem immer wieder als Winterschläfer dargestellt wird (z. B. von FEUERSTEIN 1945, S. 80).

Da ich nun seit rund 7 Jahren zuerst im Tierpark Dählhölzli in Bern, dann im Zoologischen Garten in Basel sozusagen täglich Gelegenheit hatte, während der morgendlichen Inspektion zu jeder Jahreszeit und bei jeder Witterung freilebenden Eichhörnchen zu begegnen, ergab sich im Laufe dieser Zeit ein annäherndes Bild von der Lebensweise dieses Nagers, das noch ergänzt wurde durch Aufzeichnungen, die während des sehr kalten und schneereichen Monats Januar 1945 im Basler Zoologischen Garten täglich gemacht wurden.

Weder Schneehöhen von 50 cm noch Kältegrade von — 15° C hinderten die Eichhörnchen in ihrer Aktivität. Die geplanten Markierungen zur sicheren Kennzeichnung einzelner Individuen konnten zwar noch nicht durchgeführt werden; aber schon durch die blosse Beobachtung liessen sich keine Anhaltspunkte dafür finden, dass einzelne Eichhörnchen ihr Nest zuweilen während mehreren Tagen nicht verliessen. Manche Individuen zeigten sich immer wieder auf denselben Bäumen oder in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft.

Ein eigentümlicher Umstand kam den täglichen Eichhörnchen-

beobachtungen im Januar 1945 sehr zustatten, nämlich die ausserordentliche Hartschaligkeit der im Basler Zoo an zahlreichen Bäumen wachsenden amerikanischen Walnüsse *(Juglans nigra)*. Das Benagen der dickschaligen Nüsse durch die Eichhörnchen erzeugt ein derart starkes Geräusch, dass sich die nagenden Tiere auf der Morgeninspektion ohne Zeitverlust mühelos auffinden liessen.

In Bern wie in Basel war festzustellen, dass die Eichhörnchen — die ja sonst ausgesprochene Tagtiere sind — im Winter zuweilen nur frühmorgens während der Dämmerung und unmittelbar nachher ausserhalb ihrer Nester aktiv sind. Es gibt Tage, an denen sie sich zu keiner anderen Zeit sehen lassen. Dieser Umstand mag zu der irrtümlichen Annahme geführt haben, dass die Eichhörnchen ihr Nest im Winter überhaupt nicht verlassen. Sehr oft sind sie jedoch auch bei intensiver Kälte (— 15° C) und bei hohem Schnee tagsüber aktiv.

Eichhörnchen, die sich zu zweit oder gar zu dritt von Baum zu Baum oder in Spiralen um einen Stamm herum jagten, notierte ich z. B. am 25. Dezember 1944 bei — 7° C, desgleichen am 9., 22., 25. und 26. Januar 1945 usw., immer bei erheblichen Minustemperaturen. Die Motive dieses oft sehr geräuschvollen Sichjagens sind nicht ohne weiteres klar und müssten eigentlich durch den Abschuss solcher Gruppen verifiziert werden. Es könnte sich um geschlechtsgleiche Rivalen handeln, die sich gegenseitig zu vertreiben suchen (oft weisen Männchen, die ja offenbar in der Überzahl sind, typische Kampfverletzungen am Kopf auf) oder aber es handelt sich um treibende Paare. Höchst wahrscheinlich liegt nämlich die erste Brunftzeit mitten im Winter, d. h. Ende Januar.

Diese Annahme lässt sich durch verschiedene Argumente stützen: Am 4. März 1940 fand ich in einem Nest im Dählhölzli (Bern) 5 schätzungsweise mindestens zweiwöchige Junge; die Augen waren noch verschlossen (vgl. Hediger 1941*a*, S. 10). Nehmen wir eine Tragzeit von etwa 5 Wochen an, wie sie z. B. von Erna Mohr (1938, S. 35) vermutet wird, so fällt die Brunft auf Ende Januar. Herr Prof. Dr. R. Matthey (Directeur du Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée de l'Université de Lausanne) hatte übrigens die Freundlichkeit, mir in diesem Zusammenhang folgendes mitzuteilen: seinem Präparator fiel auf, dass die um Mitte Januar eingelieferten Eichhörn-

chen ernorm entwickelte Hoden aufwiesen, sodass er vermutete, die Brunft müsse um diese Jahreszeit stattfinden. In seinem Aufsatz über Beobachtungen bei der Aufzucht junger Eichhörnchen berichtet LIEBERMANN (1930, S. 130): „Schon früh im Jahre, Ende Januar etwa, setzte das Spiel des Werbens ein, dem sich das Weibchen, ein kräftiges, vorjähriges Tierchen, erst lange entzog, bis es endlich dem Ungestüm des Männchens sich ergab."

Ein zweites Mal fand ich 2 ganz junge Eichhörnchen (Abb. 1 u. 2)

ABB. 1.

Junge Eichhörnchen, am 12. März 1942 einem Starenkasten entnommen, von 11 bezw. 17,5 g Gewicht. An der „Flughaut" des oberen Tieres ist noch ein Floh sichtbar (Lebendaufnahme).

am 12. März 1942 in einem Starenkasten. Auch in diesem Falle muss die Brunft noch im Winter stattgefunden haben. Bei diesen Jungen, die noch völlig nackt und deren Augen noch fest verschlossen waren, fiel übrigens zweierlei auf: erstens waren sie stark mit Flöhen befallen (siehe Abb. 1) und zweitens wiesen sie einen erheblichen Grössenunterschied auf. Das eine Junge wog 11, das andere 17,5 g. Der Flohbefall wie auch der auffällige Grössenunterschied

sind bereits von anderen Beobachtern festgestellt worden (z. B. Feuerstein, 1945 S. 6 bezw. 11; *Brehms Tierleben*, Bd. 11, S. 553).

Im Gegensatz zu den erwähnten Beobachtungen über die winterliche Brunftzeit stehen die Angaben verschiedener Autoren. Krumbiegel (1930, S. 233) nennt den Mai als Brunftzeit des Eichhörnchens, Mohr (1938, S. 35) „Frühjahr bis Sommer". Bereits in *Brehms Tierleben* (Bd. 11, S. 553) machen jedoch Heck und Hilzheimer darauf aufmerksam, dass die Begattung nicht erst im

Abb. 2.

Eines der in Abb. 1 gezeigten Eichhörnchen. Man beachte den eingeringelten Schwanz und die auffälligen „Flughäute".

März stattfinden könne, „wie überall geschrieben steht; denn man hat mehrmals schon Junge im Januar und Februar bestätigen können, namentlich in gelinden Wintern... und es sind Eichhörnchen im Februar geschossen worden, die ein Junges im Fang trugen. Wemer mag daher seine Gründe haben, wenn er den ersten Wurf bis in den Januar oder gar Dezember vorrückt." Als Wurfzeiten des Eichhörnchens gibt Krumbiegel (S. 258) an: „Januar bis August (Oktober)."

Wenn schon über die Brunft widersprechende Angaben vorliegen, so trifft das noch viel mehr für die Tragzeit zu, sowie für das Alter beim Öffnen der Augen, beim Verlassen des Nestes und für weitere Einzelheiten. Ich lasse einige Beispiele folgen:

Autor	Jahr	Seite	Tragzeit in Wochen	Alter beim Augenöffnen in Tagen	Wurfgrösse Stück	Wurfzahl im Jahr
Brehms *Tierleben*	1914	553	4	ca. 15	3-7	2
von Tschudi . .	1917	96	—	—	3-7	1 (April)
Liebermann . .	1930	130	etwa 4	30	—	—
Krumbiegel . .	1930	257	4	—	3-4	4-5
Mohr	1938	35	?4 ?5-5½	? 14 ? 35	3-4	2
Bieger und Wahlström	1938	69	—	—	3-7	mehrmals
Guggisberg . . .	1944	9	—	—	3-4	2 (Frühjahr u. Sommer)
Feuerstein . . .	1945	8	—	9 bezw. 16 bei Wurfgeschwistern !	—	—

Wie schon erwähnt, ist das Eichhörnchen keineswegs schneescheu — im Gegenteil. Trotz starker Kälte sieht man diese Nager oft über den Schnee hüpfen, in dem sie ihre charakteristischen, symmetrischen Spuren hinterlassen, und auch im Schnee ausgiebig wühlen. Zuweilen bohren sie, die sonst — solange sie gesund sind — nie in Erdlöcher gehen, Tunnel von einem halben Meter Länge (oder noch mehr) in den Schnee, um zu ihren Vorräten bezw. an schneefreie Stellen unter tiefhängenden Ästen und Gebüsch oder auf den grasbewachsenen Boden zu gelangen.

Obgleich exakte Versuche darüber noch nicht vorliegen, muss angenommen werden, dass die Eichhörnchen nicht in Erinnerung zu behalten vermögen, wo überall von ihnen Futter versteckt worden ist. Aber sie verstecken ihre Nüsse usw. immer an ganz typischen Stellen, mit Vorliebe z. B. an der Basis von Baumstämmen. Wenn sie nun im Winter am Stamm eines Baumes durch den Schnee hindurch in die Tiefe graben (Abb. 3), ist die Wahrscheinlichkeit sehr gross, dass sie auf verstecktes Futter stossen — wenn auch nicht beim ersten Baum, dann bei einem der nächsten; denn die Eichhörnchen pflegen ja bei reichlichem Futterangebot ihren ganzen Wohnbereich mit Vorräten sozusagen zu spicken. Im

schlimmsten Fall finden sie unter dem Schnee Gras, Triebe und ähnliches. Für eine besonders grosse Mortalität der Eichhörnchen im Winter, wie sie oft angegeben wird, konnte ich weder in Bern noch in Basel Anhaltspunkte finden.

Gedächtnisversuche mit Eichhörnchen stehen noch aus, obgleich sich dieses Tier sehr leicht in Gefangenschaft halten lässt. Intelligenzversuche wurden von David (1940) angestellt, doch lassen diese keine wesentlichen Schlüsse zu. Locher (1933) hat mit nur

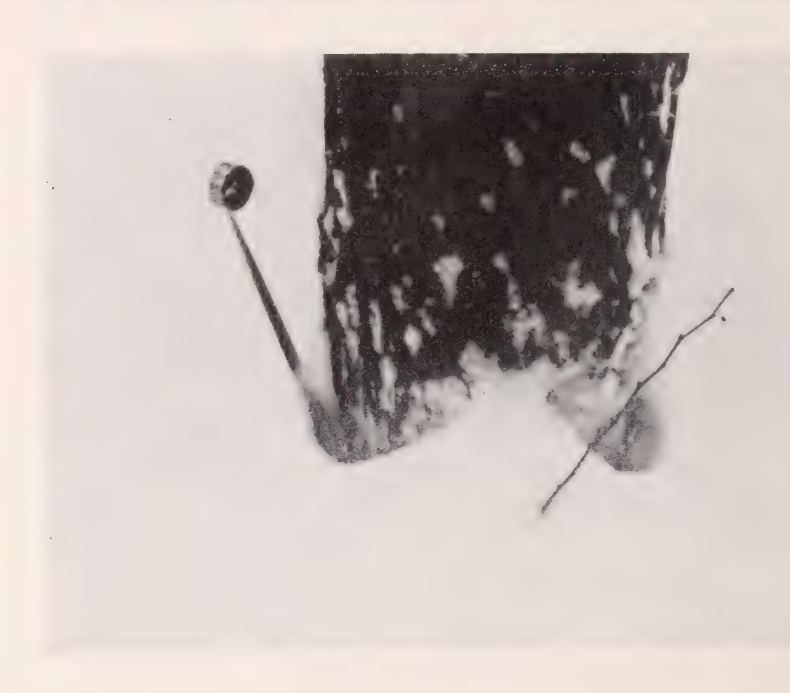


Abb. 3.

Typische Bohrlöcher eines Eichhörnchens im Schnee an einer Stammbasis, wo mit Vorliebe Futter versteckt wird.
(1. Februar 1945. Zoolog. Garten, Basel.)

3 Tieren im Dressurversuch das Farbensehvermögen geprüft: „Die Eichhörnchen sind in dieser Hinsicht zu vergleichen mit den Lemuren und den Hunden, welche auch einen schwach entwickelten und individuell verschiedenen Farbensinn zeigten.“ Der Sinn der beim Eichhörnchen und einigen seiner Verwandten von Merker (1939) festgestellten Gelbfärbung der Augenlinsen konnte bis heute nicht

befriedigend gedeutet werden; nach Merker dürfte es sich lediglich um eine Stoffwechselerscheinung handeln.

Inbezug auf sein Verhalten gegenüber dem Menschen bietet das Eichhörnchen deswegen ein besonderes Interesse, weil es sich als ausgesprochener Kulturfolger am Anfang des Weges befindet, auf dem Haus- und Rauchschwalbe, Storch, Hausmaus und -ratte usw. schon ein beträchtliches Stück zurückgelegt haben; es steht im Begriffe, zum Paröken des Menschen zu werden. Bereits sind mehrere Fälle bekannt geworden, da Eichhörnchen anstatt im Kobel auf freien Baumkronen nicht nur in künstlichen Starenkästen genistet haben, deren Einschlupföffnungen sie nötigenfalls erweitern, sondern ihr Nest sogar an menschlichen Kunstbauten, auf Dachbalken usw. anlegten (Hediger 1941*a*, S. 10), z. B. im Dählhölzli und dessen Umgebung in Bern, ferner in Riehen bei Basel, sowie in Graubünden (Feuerstein, S. 43).

Schliesslich sei erwähnt, dass die in Parkanlagen usw. so oft zu beobachtende „Zutraulichkeit" der Eichhörnchen oft missgedeutet wird. Genau genommen darf hier nicht von Zahmheit gesprochen werden. Zahmheit bedeutet ja Fehlen der Fluchttendenz vor dem Menschen, sodass sich der Mensch dem Tier nach seinem (des Menschen) Belieben maximal, im Extrem bis zur Berührung nähern kann (Hediger 1942, S. 160). Bei den Eichhörnchen, die einem sie fütternden Menschen an den Kleidern wie an einem Baumstamm hochklettern, um einen Leckerbissen aus der Hand oder gar aus dem Mund entgegenzunehmen, liegt eine ganz andere Situation vor: Das Eichhörnchen nähert sich dem Menschen nach seinem (des Tieres) Belieben. Es hat also lediglich auf Grund günstiger Erfahrungen seine Fluchtdistanz gegenüber dem Menschen vorübergehend maximal reduziert. Es liegt demnach nach der Definition, theoretisch, hier keine Zahmheit vor; das zeigt sich aber auch praktisch aufs eindrücklichste, wenn so ein „zahmes" Eichhörnchen gefangen wird: Dann ist sein Verhalten nämlich genau dasselbe wie bei einem Wildfang, ein höchst aufgeregtes.

Zusammenfassung.

Das Eichhörnchen hält keinen Winterschlaf. Während der Brunft, die mitten in den Winter fällt, zeigt es im Gegenteil eine aufs höchste gesteigerte Aktivität. Zuweilen kommt es vor, dass seine Aktivität an Wintertagen sich auf die Zeit der Morgendäm-

merung und unmittelbar nachher beschränkt. Das Eichhörnchen ist keineswegs schneescheu; um ans Futter zu gelangen, gräbt es oft tiefe Löcher in den Schnee. Es zeigt eine deutliche Tendenz, zum Paröken (im Sinne von R. Hesse) des Menschen zu werden.

ERWÄHNTE LITERATUR

1938. Bieger, W. und Wahlström, A. *Die wildlebenden Säugetiere Mitteleuropas.* Heidelberg.

1914. Brehms. *Tierleben.* Bd. 11. Leipzig und Wien.

1940. David, K. *Intelligenzversuche am Eichhörnchen.* Zs. f. Tierpsychol., Bd. 4, S. 162-164.

1933. Eisentraut, M., *Winterstarre, Winterschlaf und Winterruhe.* Mitt. zool. Mus. Berlin, Bd. 19, S. 48-63.

1937. —— *Die deutschen Fledermäuse.* Leipzig.

1932. Ferdmann, D. und Feinschmidt, O. *Der Winterschlaf.* Ergebn. Biol., Bd. 8, S. 1-74. Berlin.

1945. Feuerstein, D., *Wupp. Geschichte eines Eichhörnchens.* Zürich.

1914. Göldi, E. A. *Die Tierwelt der Schweiz.*

1944. Guggisberg, C. A. W. *Tiere der Schweiz.* Bern.

1941. Hediger, H. *Über die Zucht von Feldhasen im Tierpark Dählhölzli.* Verh. schweiz. natf. Ges. Basel, S. 160.

1941*a*. —— *Unsere Tiergärten im Winter 1939/40. Bern.* Der Zool. Garten N. F., Bd. 13, S. 8-11. Leipzig.

1942. —— *Wildtiere in Gefangenschaft. Ein Grundriss der Tiergartenbiologie.* Basel.

1930. Krumbiegel, I. *Biologie der Tiere Deutschlands.* Mammalia. Berlin.

1930. Liebermann, E. *Beobachtungen bei der Aufzucht junger Eichhörnchen.* Natur u. Museum. Frankfurt a. M., Bd. 60, S. 130-133.

1933. Locher, C. J. S. *Untersuchungen über den Farbensinn von Eichhörnchen.* Leiden.

1939. Merker, E. *Drei Fälle verschiedener Lichtdurchlässigkeit der Augenlinsen von Wirbeltieren.* Biol. Zentralbl., Bd. 59, S. 87-98.

1938. Mohr, E. *Die freilebenden Nagetiere Deutschlands.* Jena.

1917. Tschudi, F. von. *Biographien und Tierzeichnungen aus dem Tierleben der Alpenwelt.* Zürich.

1942. Zollinger, H. *Auf der Lauer. Ein Tierbuch.* Frauenfeld.

1916. Zschokke, F. *Der Schlaf der Tiere.* Basel.

N° 13. **H. Mislin,** Basel. — Zur Biologie der *Chiroptera,* III. Erste Ergebnisse der Fledermausberingung im Jura (Beobachtungen in den Winterquartieren 1940/45). Mit 2 Tabellen und 4 Textabbildungen. Aus dem Zoologischen Institut der Universität Basel.

Die Versuchstiere zu kreislaufphysiologischen Untersuchungen ın Fledermäusen wurden von der Wintersaison 1940/41 an, in 'elshöhlen des Jura gesammelt. In 5 sich folgenden Wintern wurden ron mir, zusammen mit meinen Mitarbeitern, 25 grössere Höhlen, larunter 12 systematisch, nach winterschlafenden Fledermäusen ıbgesucht. Für die Kontrolle der Winterschalafplätze kamen ichtstarke Stablampen mit zentrierbarem Lichtkegel zur Anwenlung. Mit Hilfe geknoteter Bergseile und speziell konstruierter usammensetzbarer Rohrleitern aus Aluminium gelang die Unteruchung sonst unzugänglicher Felsspaltensysteme im Berginnern.)ie oft hoch im Fels hängenden lethargischen Tiere konnten nittels eines bis auf 7 m verlängerbaren Bambusrohres, an dessen erdünntem Ende ein kleines Netz angebracht worden war, unbechadet von der Decke heruntergeholt werden. Mit dem versteiften Rand des kleinen Netzes wurden die hintern Extremitäten mechaıisch gereizt, wodurch der Anheftereflex ausgelöst werden konnte.)ie Such- und Greifbewegungen der losgelösten Extremität nach iner neuen Anheftemöglichkeit werden auch vom lethargischen Tier kontinuierlich und präzis fortgesetzt, so dass die zwangsmässige 'ixation am Netz sehr bald zustandekommt und das Tier auf liese Weise abgehängt werden kann.

Mit Beringungsversuchen setzten wir erst in den Wintermonaten 943/44 ein. Die Fledermäuse wurden mit Ringen der Grössenrdnung 1 der Schweizerischen Vogelwarte (Sempach) markiert. Nach der jetzt bereits in 10-jährigen Versuchen bewährten Methode von M. Eisentraut in Berlin, wurde die Aluminiumklammer um den ıervortretenden Unterarmknochen angebracht und nur so weit geschlossen, dass ein Loslösen vom Flügel verhindert ist und der eicht offenstehende Ring von der Flughaut unbehindert hin und ıer gleiten kann.

Massenberingungen konnten in den Winterquartieren keine durchgeführt werden, da überwinternde Kolonien von *Myotis*

Blitzlichtaufnahmen lethargischer Fledermäuse aus Jurafelshöhlen (Winterquartiere).

Abb. 1.
Myotis myotis B.
Freihängend. Letzter Kot noch am Pelz haftend.

Abb. 2.
Myotis myotis B.
In Felsnische eingehängt.

Abb. 3.
Rhinolophus hipposideros (beringt).
Freihängend. Schlafplatztreu.

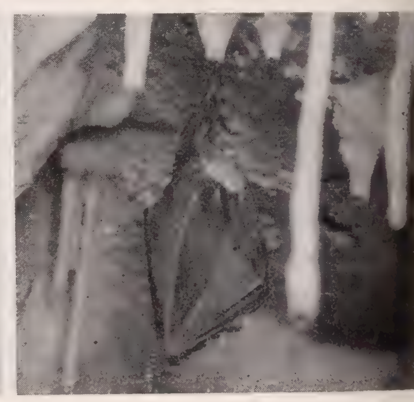


Abb. 4.
Rhinolophus ferrum-equinum.
Das Tier konnte diesen Schlafplatz nicht direkt anfliegen, sondern musst rückwärts, hinter Kalksinterbildunge aufklettern.

myotis B. und von Rhinolophiden nie angetroffen wurden, obwohl z. B. in der Umgebung von Basel mehrere Sommerquartiere mit

Bestand der Fledermausarten

12 Winterquartiere im Jura	1940/41	1941/42	1942/43	1943/44	1944/45	Wiederfunde der 1. Beringung
		Neubesiedlung	Neubesiedlung	1. Beringung	2. Beringung	
Ingelsteinerhöhle (Gempen)	1 Rhin. hipp. ♂ 5 Rhin. fer. equ. 3 ♀♀, 2 ♂♂	4 Rhin. hipp. 3 ♀♀, 1 ♂ 4 Rhin. fer. equ. ♀♀	1 Plecot. aur. ♂ 4 Rhin. hipp. 2 ♀♀, 2 ♂♂ 3 Rhin. fer. equ. L 3 ♂♂	4 Rhin. hipp. 3 ♂♂, 1 ♀ 2 Rhin. fer. equ. 2 ♀♀	4 Rhin. hipp. 4 ♂♂ 8 Rhin. fer. equ. 4 ♂♂, 4 ♀♀ 1 myotis myotis ♂	1 Rhin. hipp. ♂
Milchlöchli (Hochwald)	1 myotis myotis ♂ 1 myotis emarg. ♀ 1 myotis mystac. ♂ 15 Rhin. hipp. 8 ♂♂, 7 ♀♀ 2 Rhin. fer. equ. 2 ♀♀	Keine Kontrolle	21 Rhin. hipp. 12 ♀♀, 9 ♂♂	18 Rhin. hipp. 6 ♂♂, 12 ♀♀ 2 myotis myotis 2 ♀♀ 1 myotis mystac. ♀	17 Rhin. hipp. 11 ♂♂, 6 ♀♀	2 Rhin. hipp. 2 ♂♂
Gitziloch (Court)	4 myotis myotis 2 ♂♂, 2 ♀♀ 3 Rhin. hipp. 3 ♂♂ 2 Rhin. fer. equ. 2 ♀♀	3 myotis myotis 2 ♀♀, 1 ♂ 1 Barbast. barb. ♂ 4 Rhin. hipp. 2 ♂♂, 2 ♀♀ 2 Rhin. fer. equ. 1 ♂, 1 ♀	1 myotis myotis ♀ 1 myotis daubent. ♂ 2 Plecot. aur. 2 ♀♀ 1 Barbast. barb. ♂ 1 Rhin. fer. equ. ♀	1 myotis myotis ♀ 1 myotis mystac. ♀ 1 Plecot. aur. ♂ 3 Rhin. hipp. 3 ♂♂ 1 Rhin. fer. equ. ♀	4 myotis myotis 1 ♂, 3 ♀♀ 1 myotis mystac. ♀ 2 Plecot. aur. 1 ♂, 1 ♀ 1 Rhin. hipp. ♂ 3 Rhin. fer. equ. 2 ♀♀, 1 ♂	1 myotis myotis ♀ 1 Rhin. hipp. ♂ 1 Rhin. fer. equ. ♀
Grotte de Chéfano (Roche)	2 Barbast. barb. 2 ♀♀ 3 myotis myotis 3 ♂♂ 2 Plecot. aur. 1 ♀, 1 ♀ 1 Rhin. hipp. ♀	1 Barbast barb. ♂ 3 Rhin. hipp. 2 ♀♀, 1 ♂ 2 Plecot. aur. 2 ♀♀	1 myotis myotis ♂ 1 Plecot. aur. ♀ 2 Rhin. hipp. 2 ♂♂	3 Rhin. fer. equ. 3 ♂♂ 1 Rhin. hipp. ♂	1 Rhin fer. equ. ♂ 2 Rhin. hipp. 1 ♂, 1 ♀	———
Grotte de St-Brais (Montfaucon)	1 myotis myotis ♀ 1 Plecot. aur. ♀ 3 Rhin. hipp. 2 ♂♂, 1 ♀	1 Plecot. aur. ♂	———	2 myotis myotis 2 ♂♂ 1 Plecot. aur. ♂ 4 Rhin. hipp. 4 ♂♂ 3 Rhin. fer. equ. 3 ♂♂	1 Barbast. barb. ♂ 4 Rhin. hipp. 4 ♂♂	1 Rhin. hipp. ♂
Grotte de Réclère (Réclère)	1 myotis myotis ♂ 1 myotis daubent. ♀ 6 Rhin. hipp. 4 ♀♀, 2 ♂♂ 2 Rhin. fer. equ. 2 ♀♀	2 myotis myotis 2 ♂♂ 10 Rhin. hipp. 8 ♀♀, 2 ♂♂ 4 Rhin. fer. equ. 3 ♀♀, 1 ♂	Keine Kontrolle	2 myotis myotis 1 ♂, 1 ♀ 9 Rhin. hipp. 9 ♀♀ 5 Rhin. fer. equ. 5 ♀♀	4 myotis myotis 3 ♀♀, 1 ♂ 19 Rhin. hipp. 12 ♀♀, 7 ♂♂ 11 Rhin. fer. equ. 8 ♀♀, 3 ♂ 7 myotis daubent. 5 ♀♀, 2 ♂♂	1 myotis myotis ♂ 1 Rhin. hipp. ♀ 1 Rhin. fer. equ. ♀
Grotte de Milandre (Soncourt)	1 Rhin. hipp. ♂	3 Rhin. hipp ♀♀	———	5 Rhin. hipp. ♀♀	3 Rhin. hipp. 2 ♀♀, 1 ♂	———
Grotte de Chemin de Fer (Chambrelien)	1 Rhin. hipp. 1 Rhin. fer. equ. ca. 100 Miniopt. Schreiber.	ca. 60 Miniopt. Schreiber.	2 Rhin. fer. equ. ♀♀ Keine Miniopt.	ca. 200 Minopt. Schreiber. 17 ♀♀ } 8 ♂♂ } beringt	1 Rhin. fer equ. ♂	———
Grotte de Ver (Gorges de l'Areuse)	1 myotis myotis ♂ 1 Barbast. barb. ♀	Keine Kontrolle	1 Plecot. aur. ♂ 1 Barbast. barb. ♀	2 Rhin. hipp. 1 ♀, 1 ♂ 1 Barbast. barb. ♂	1 Rhin. hipp. ♀ 1 Barbast. barb. ♂ 1 Plecot. aur. ♂	1 Barbast. barb. ♂
Grottes de Cascades (Môtier)	2 Rhin. hipp. ♀♀	5 Rhin. hipp. 4 ♂♂, 1 ♀	9 Rhin. hipp. 5 ♂♂, 4 ♀♀	11 Rhin. hipp. 3 ♀♀, 8 ♂♂	7 Rhin. hipp. 5 ♂♂, 2 ♀♀	1 Rhin. hipp. ♀
Grotte aux Fées sup. (Vallorbe)	Keine Tiere	1 myotis daubent. ♂	4 myotis daubent. 3 ♀♀, 1 ♂ 3 Barbast. barb. 2 ♂♂, 1 ♀	7 myotis daubent. 3 ♀♀, 4 ♂♂ 5 Barbast. barb. 4 ♀♀, 1 ♂	2 myotis daubent. 1 ♀, 1 ♂ 8 Barbast. barb. 5 ♀, 3 ♂	1 myotis daubent. ♀
Grotte aux Fées inf. (Vallorbe)	9 Barbast. barb. 6 ♀♀, 3 ♂♂	1 Barbast. barb. ♂	1 Barbast. barb. ♂	1 Barbast. barb. ♂ myotis daubent. 1 ♂, 1 ♀	5 Barbast. barb. 4 ♀♀, 1 ♂ 1 myotis daubent. 1 ♂	1 Barbast. barb. ♀ (Tier aus oberer Höhle)

Tab. 1

800-1500 Mausohren vorhanden sind. Zudem erwiesen sich die untersuchten Felshöhlen auf Grund ihres Aufbaus aus solidem Gestein, ihrer beträchtlichen Tiefe und Geräumigkeit, oft mehrere 100 m, den konstanten Temperaturverhältnissen, 7—11° C, und der relativen Luftfeuchtigkeit von 85—95% als ausgesprochen geeignete Winterquartiere. Einige dieser Felshöhlen liegen süd-südwestlich von den uns bekannten Sommerquartieren. In Analogie zu den Befunden von Eisentraut, welche an Mausohren der Mark Brandenburg erhoben wurden, befinden sich unsere Winterquartiere direkt in der Richtung der Herbstwanderung. Die einzige von uns aufgefundene grössere Ansammlung von Fledermäusen umfasst eine Kolonie von ca. 200 Tieren der Gattung *Miniopterus schreibersii*. Das Winterquartier dieser Kolonie liegt im Gebiet der Areuse-Schlucht im Neuenburger-Jura [1].

Die Übersichts Tabelle 1 bringt das Ergebnis der 5-jährigen Kontrollen in 12 Winterquartieren. Im Winter 1940/41, ebenfalls im Winter 1941/42 wurden jeweils sämtliche Fledermäuse aus den Höhlen entfernt und für Versuchszwecke verwendet. Regelmässig konnte eine Neubesiedlung des Winterquartiers festgestellt werden 1943/44 wurden nun sämtliche neu eingetroffenen Tiere beringt. Die Kontrolle im Winter 1944/45 bestätigte im Wesentlichen das Ergebnis der vorausgehenden Untersuchungen in allen 12 Winterquartieren. Mit Ausnahme von jeweils nur wenigen Fledermäusen suchten die markierten Tiere zur Winterschlaflethargie 1944/45 ein anderes Quartier auf. Wiederum also kam es zur früher festgestellten Neubesiedlung der Höhle. Fast in jedem Winterquartier konnten vereinzelte Wiederfunde gemacht werden. Die völlige Ausräumung der Winterquartiere in den Jahren 1940/41 und 1941/42 dürfte das zahlenmässige Ergebnis der Wiederfunde im Winter 1944/45 etwas verschlechtert haben. In vier Fällen wurde im selben Winterquartier derselbe Winterschlafplatz aufgesucht (Abb. 3). In einem Fall wurde das Winterquartier gewechselt. Die gewechselten Felshöhlen liegen am selben Berghang ca. 100 m übereinander.

[1] Nach unveröffentlichten Untersuchungen von M. Weité und des vor kurzem verstorbenen Fledermausberingers André Reeb von Colmar befinden sich in der Höhle von Pourpevelle im Doubs-Gebiet des franz. Jura 2 weitere Miniopterus-Kolonien, von denen die grössere mehrere 1000 Tiere umfassen soll. A. Reeb hat in Pourpevelle 97 Tiere beringt.

Tabelle 2 orientiert über die ersten Rückmeldungen [1].

In einzelnen Winterquartieren, in St. Brais, besonders in Môtier ınd im Milchlöchli, wurde reichlich Fledermauskot angetroffen, vas beweist, dass diese Felshöhlen auch im Sommer oder in den Herbstmonaten von Fledermäusen benützt werden. Hier müssen ıoch Sommerkontrollen durchgeführt werden [2].

Erste Rückmeldungen beringter Abendsegler und Hufeisennasen

Art	Beringungsort	Beringungszeit	Ort des Wiederfundes	Zeit des Wiederfundes	Wanderdistanz km (— Richtung)	Rückmeldung
Rhin. hyp.	Milchlöchli (Hochwald)	28. XI. 43	Schweizerhall (in Garten)	7. IV. 44	10 n. Norden	R. Müller
Rhin. hyp.	Milchlöchli) (Hochwald)	28. XI. 43	Arlesheim (auf Estrich)	21. VI. 44	5 n. Westen	P. Loeliger
Nyctalus noctula	Basel Bischofshof	14. III. 42	Lange Erlen	6. III. 43	5 n. Norden	H. Wyss
		,,	Neue Welt	21. V. 42	3 n. Süden	N. Meyer
		,,	Haltingen	26. VII. 42	12 n. Norden	J. Posch
		,,	Basel (Bischofshof)	21. VIII. 42	—	L. Bürgin

ab. 2

Die Auswertung der Winterkontrollen erlaubt folgende Schlussfolgerungen:

1. Die von uns kontrollierten Felshöhlen sind trotz ihrer Eignung keine ständig bevorzugten Winterquartiere.
2. Mit Ausnahme der *Miniopterus schreibersii*, die kolonial überwintert, erwiesen sich nur einzelne Vertreter der von uns untersuchten Arten als ortstreu.
3. Es ist anzunehmen, dass es sich bei der Neubesiedlung der Winterquartiere meistens um Fledermäuse handelt, die im Gebiet der Sommerquartiere zurückgeblieben sind, oder aber

---

[1] Die Rückmeldungen von *Nyctalus noctula* B., welche von uns im Winterquartier beim Bischofshof in Basel beringt wurden, lassen keine grössere Wanderdistanz erkennen. Über diese Kolonie wird zu einem späteren Zeitpunkt, wenn weitere Rückmeldungen eingetroffen sind, im Zusammenhang berichtet.

[2] Zur Zeit der Drucklegung dieser Mitteilung konnte ich am 5. Mai 1945, ca. 500 Miniopterus schreibersii, darunter alle Beringten, in der ,,Grotte de Chemin de Fer" feststellen.

um Tiere, die sich auf der Herbstwanderung von der Kolonie emanzipierten, um ein zufällig sich bietendes Winterquartier aufzusuchen.

4. Winterquartier-treue Tiere erwiesen sich oftmals auch als ausgesprochen ortstreu, d. h. an den Schlafplatz selber gebunden.
5. Der Schlafplatz kann als typische Zufluchtsnische charakterisiert sein (Abb. 2 u. 4) er kann aber auch an beliebiger Stelle, z. B. ganz in der Höhe der Felsdecke (Abb. 1) oder auch in Bodennähe gewählt werden.

Über die Wanderdistanz kann zum Schluss nur Hypothetisches angedeutet werden, da unsere bisherigen Befunde noch ungenügende Anhaltspunkte gebracht haben. Die grossen Kolonien von Mausohren und Hufeisennasen in deren Sommerquartieren in Arlesheim, Sissach und Wegenstetten wir in den letzten Jahren Massenberingungen durchgeführt haben, könnten vielleicht Herbstwanderungen grösseren Masstabes unternehmen (vergl. Eisentraut), um Winterquartiere im französischen Jura oder im westlichen Doubsgebiet aufzusuchen. Natürlich besteht auch die Möglichkeit, dass diese kolonial überwinternden Fledermäuse dem Menschen unzugängliche Felshöhlen mit sehr engen und unkontrollierbaren Spalteingängen im nahen Jura zur Winterschlaflethargie beziehen.

Das systematische Suchen nach Winterquartieren muss fortgesetzt werden. Die weiteren Beringungsversuche in den Sommerquartieren werden über die geographische Lage der Winterquartiere, welche von den Fledermauskolonien bezogen werden, Aufschluss bringen.

LITERATUR

1943. Eisentraut, M. *Zehn Jahre Fledermausberingung.* Zool. Anz., Bd. 144, 1/2.

1942. Mislin, H. *Zur Biologie der Chiroptera I. Beobachtungen im Sommerquartier der Myotis myotis Borkh.* Revue suisse Zool., 49, 10.

N° 14. **A. Schifferli,** Sempach. — Vergleichende Untersuchungen über den cerebralen Myelinisationsprozess bei Huhn und Star [1]. Mit 4 Textabbildungen.

An der Zoologischen Anstalt in Basel sind seit einigen Jahren Untersuchungen über die als Nesthocker und Nestflüchter bezeichneten Jugendzustände bei Vögeln im Gange, in der Absicht, unsere Kenntnis der beiden Ontogenesetypen zu erweitern und so eine scharfe Formulierung ihrer Eigenart zu ermöglichen. Dies soll im Zusammenhang mit der Untersuchung der Reifeform dem weitern Ziele dienen, die morphologische Rangordnung der Vogelgruppen zu klären. Als Vergleichsorgan steht dabei das Gehirn im Vordergrund. Von Sutter (1943) wurde das Hirnwachstum in der embryonalen und postembryonalen Entwicklungsphase bei einigen Phasianiden (Nestflüchter) und einigen Passerinen (Nesthocker) sehr eingehend untersucht. Über die mit dem Wachstum eng verbundenen Differenzierungsprozesse konnte er auf Grund der Veränderung des Trockensubstanzgehaltes des Hirns einige wichtige, aber doch nur allgemein gehaltene Angaben machen. Um einen tiefern Einblick in den ontogenetischen Differenzierungsverlauf zu erhalten, schien uns deshalb eine Untersuchung der Markscheidenbildung von Interesse zu sein.

Etwas über 100 Schnittserien von Huhn und Star, verteilt auf die embryonale und postembryonale Entwicklungszeit, bildeten das Material für unsere Beobachtungen. Wir verwendeten dazu die Celloidineinbettung und färbten die Präparate mit Hämatoxylin nach Weigert. Zur Kontrolle wurden ferner eine Anzahl Gefrierschnitte angefertigt.

Wenn wir die Markbildung im Vogelhirn verfolgen, so ist zunächst festzustellen, dass die verschiedenen Fasersysteme bei Star und Huhn ihre Markscheiden mit ein paar wenigen Ausnahmen in derselben Reihenfolge erhalten. Diese Reihenfolge gilt nicht nur

[1] Eine ausführliche Beschreibung des Myelinisationsprozesses bei Huhn und Star wird voraussichtlich in kurzer Zeit in den Denkschriften der Schweiz. Nat. Gesellschaft erscheinen.

ganz allgemein für die Vögel, sondern wurde auch bei Fischen und Amphibien und bei Säugern gefunden. Sie scheint also ein bei den Wirbeltieren weit verbreiteter, wohl sehr früh festgelegter Vorgang zu sein. Verschiedenheiten dagegen zeigen sich bei Star und Huhn im zeitlichen Auftreten der ersten Markscheiden, die in den entsprechenden Faserbündeln zu sehr unterschiedlichen Altersstadien entstehen können. Weiterhin ist auch die Zeitspanne vom ersten Auftreten bis zum Erreichen adultähnlicher Zustände verschieden.

Diese verschiedenartige Entwicklungsweise von Nesthockern und Nestflüchtern ist besonders klar zu erkennen, wenn die Verteilung der Wachstumsvorgänge auf die Embryonal-, die Präjuvenil- und die Juvenilzeit untersucht wird. Dabei bedeutet der Schlüpftag als Abschluss der Embryonalzeit einen besonders wichtigen, zeitlich genau definierten Schnittpunkt in der Gesamtentwicklung des werdenden Jungvogels. Wachstum und Differenzierung während der embryonalen Phase führen bei Nesthocker und Nestflüchter auf diesen Zeitpunkt hin zu einem Organ von grundsätzlich verschiedenem Ausbildungsgrad. Beim Star finden wir am Schlüpftag einzig im Stammrest myelinisierte Fasern. In allen übrigen Hirnteilen fehlen sie noch vollständig. Dagegen ist beim Huhn am Schlüpftag mit Ausnahme der Hemisphären ein Entwicklungsgrad der Markscheiden erreicht, der dem Markscheidenbild des erwachsenen Vogels einigermassen entspricht. Nur im Vorderhirn fehlen sie zum grössten Teil im Neo- und Hyperstriatum. Im Gegensatz zum Huhn befindet sich das Gehirn des schlüpfenden Stars noch in einem durchaus embryonalen Zustand, der auch in den ersten Tagen der Präjuvenilzeit andauert. Gegen die Zeit des Ausfliegens hin, also in der 2. Hälfte der Präjuvenilzeit, wird durch eine stark beschleunigte Differenzierung der Rückstand gegenüber dem Huhn rasch aufgeholt. Es wäre nun denkbar, dass der unterschiedliche, am Schlüpftag erreichte Entwicklungsgrad durch die ungleich lange Brutzeit von 13 Tagen beim Star und von 21 Tagen beim Huhn bedingt wäre, also nicht als grundsätzlicher Unterschied in der Ontogenese gewertet werden könnte. Vergleiche mit andern Nesthockern zeigen aber, dass unbekümmert um die Brutdauer auf den Schlüpftag hin ungefähr derselbe Entwicklungsgrad verwirklicht wird. Die gleiche Übereinstimmung finden wir im Grossen und Ganzen auch innerhalb der Gruppe der Nestflüchter, trotz sehr ungleicher Dauer der Embryonalperiode.

Die ersten Markscheiden werden in der Oblongata gebildet. Es sind Fasern des zentralen Längsbündels und des Octavus, die bei Huhn und Star am 11. e-Tag [1] das erste Mark erhalten. Von der Oblongata ausgehend nimmt die Myelinisation im Gesamtgehirn einen caudo-rostralwärts gerichteten Verlauf, wobei die Hirnnerven sich nicht immer lagegemäss verhalten. So bekommt der Oculomotorius Markscheiden bevor sie im weiter caudal gelegenen Trigeminus und Trochlearis erscheinen. Das Kleinhirn erhält beim Huhn 2 Tage, beim Star 5 Tage nach der Oblongata die ersten Markfasern. Gleichzeitig oder ganz kurz darauf finden wir sie auch im Diencephalon, von wo sie vom Brachium aus sich ins Vorderhirn weiter entwickeln. Vom Diencephalon greift die Markbildung auf das Gebiet der Corp. bigemina über.

Der Stammrest (Oblongata, Zwischen- und Mittelhirn ohne Corp. big.) hat den relativ grössten Markfaseranteil und damit auch

Entwicklungsgrad der Markscheidenbildung am Schlüpftag, bezw. 1-2 Tage später im Stammrest. (Schnittbild auf der Höhe des *N. Octavus.*)

ABB. 1.
Wachtel (17 Bruttage): am 2. pe-Tag.

ABB. 2.
Huhn (21 Bruttage): am 1. pe-Tag.

---

[1] e-Tag = Embryonaltag.
pe-Tag = Postembryonaltag.

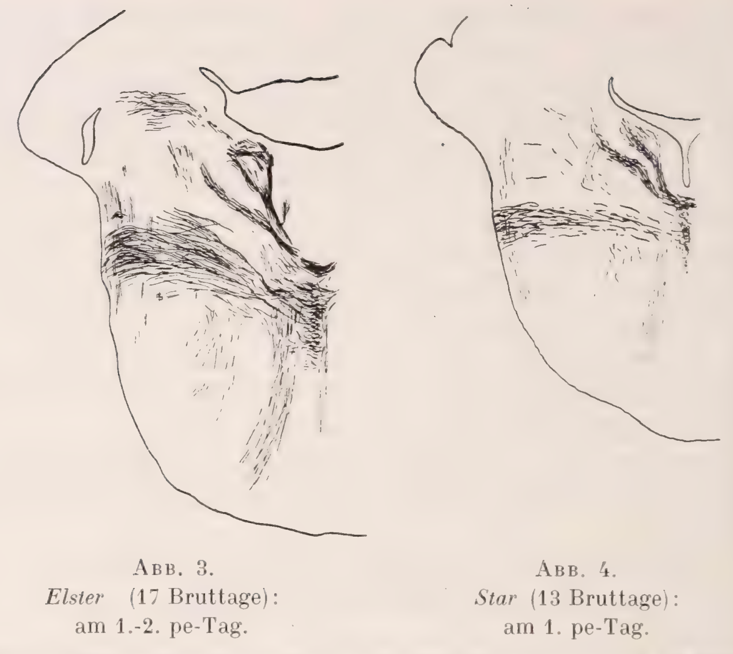


Abb. 3.
Elster (17 Bruttage):
am 1.-2. pe-Tag.

Abb. 4.
Star (13 Bruttage):
am 1. pe-Tag.

Ähnlicher Differenzierungsgrad trotz ungleicher Entwicklungszeit am Schlüpftag bei Wachtel und Huhn einerseits, anderseits bei Star und Elster.
Grosse Verschiedenheit dagegen zwischen Hühnervögeln (Wachtel und Huhn = Nestflüchter) und Sperlingsvögel (Star und Elster = Nesthocker am Ende der Embryonalzeit.

den grössten Trockensubstanzgehalt. Im Unterschied zu Klein- und Vorderhirn nimmt hier die Differenzierung einen verhältnismässig stetigen Verlauf. Es sind einerseits die Hirnnerven mit ihrem grossen Anteil an der Stammfaserung, die durch ihr langandauerndes, ausgeglichenes Wachstum zu diesem Entwicklungsmodus beitragen. Anderseits finden wir im Stammrest eine grosse Anzahl von Faserzügen, die aus andern Hirnteilen kommen und zu recht unterschiedlichen Zeiten markreif werden. Die Summierung dieser verschiedenen Komponenten gibt dem Stammrest als Ganzes ein mengenmässig relativ langsames und ausgeglichenes Wachstum.

Ganz anders liegen die Verhältnisse im Kleinhirn. Dieser Hirnteil hat in morphologischer wie auch in ontogenetischer Hinsicht eine Sonderstellung. Anfänglich bleibt das Wachstum des Kleinhirns sehr stark zurück, wird dann aber vom 14. Entwicklungstag an derart beschleunigt, dass es darin alle andern Hirnteile überflügelt.

Gleichzeitig mit dem Beginn dieser intensivsten Aufbauperiode etzt auch die Differenzierung ein, die ersten Markscheiden werden ebildet. Nach 3 Wochen sind beim Star bereits 90% der definitiven Trockensubstanz vorhanden. Bei keinem andern Hirnteil finden vir diesen ausgesprochen sprunghaften Wachstums- und Differenierungsmodus. Bei Stammrest, Corp. big. und Vorderhirn beginnt lie Markbildung erst auf einem spätern Stadium der allgemeinen, nassenmässigen Entwicklung.

Die Corpora bigemina zeigen in ihrer Differenzierung grosse Ähnlichkeit mit dem Stammrest. In gleicher Weise wie im Stammest setzt sich ein Grossteil ihres Myelins aus Faserbündeln zusamnen, die zu recht verschiedenen Zeiten markreif werden. Die ersten Markscheiden erscheinen etwa 4 Tage später als in der Oblongata. Sie führen vom und zum Stammrest. SUTTER stellte fest, dass das Trockengewicht zwischen dem 8. und dem 22. pe-Tag beim Star twas stärker ansteigt als im Stammrest, was im Zusammenhang nit der Markbildung des Opticus-Systems stehen dürfte. Am 3. pe-Tag finden wir nämlich in seinem Bereich die ersten Markasern, die sich vom Chiasma rasch peripheriewärts in die Corp. ig. entwickeln.

In den Hemisphären finden wir den geringsten Trockensubtanzanteil. Zwar sind auch sie von einem engen Fasernetz durchlrungen. An bestimmten Stellen liegt es sogar recht dicht. Der Myelinmantel der einzelnen Faser aber ist äusserst fein. Hier inden wir für Huhn und Star die grössten zeitlichen Verschieoungen im Beginn und Weiterverlauf der Myelinisation. Beim Huhn iegen die Differenzierungsverhältnisse etwas einfacher als beim Star. Am 14. und 15. e-Tag erscheinen dort die ersten Markscheiden m Brachium und Paläostriatum primitivum. Am 17. e-Tag aben sie auf das Paläostriatum augmentatum übergegriffen, m 19. e-Tag sind sie im Archistriatum, am 21. e-Tag d. h. am Schlüpftag im Neo- und Hyperstriatum anzutreffen. Beim Star inden wir ähnliche Verhältnisse nur für das Brachium und das Paläostriatum primitivum. Wie auch in andern Hirnteilen des Stars, werden im Paläostriatum und im Brachium die Markcheiden 3, respektiv 4-5 Tage später als beim Huhn gebildet. Dagegen erscheinen die ersten Markscheiden in den übrigen Striaumteilen erst am 17. pe-Tag, also mit einem Rückstand von 3-10 Tagen gegenüber den Entwicklungsverhältnissen beim Huhn.

Aber schon der Umstand, dass in allen diesen 3 Striatumteilen am selben Tag die Myelinisation beginnt, deutet auf den Anfang einer Beschleunigung des Differenzierungsprozesses hin. Schon nach weitern 8 Entwicklungstagen ist der Rückstand beim Star wieder aufgeholt, denn am 25. pe-Tag beim Star und etwas vor dem 20. pe-Tag beim Huhn, d. h. um den 37. Entwicklungstag, sind bei b e i d e n die ersten Markscheiden in der Lamina hyperstriatica vorhanden. Damit ist bei Star und Huhn der gleiche Differenzierungsgrad verwirklicht. Beim Star wird kurz darauf, d. h. zwischen dem 50. und 70. pe-Tag grösste Adultähnlichkeit im Markscheidenbild der Hemisphären erreicht, beim Huhn erst um den 120. pe-Tag.

Diese zeitliche Verschiedenheit in der Differenzierung der Hemisphären scheint uns die Gegensätzlichkeit der beiden Ontogenesegruppen in typischer Weise aufzuzeigen. Beim Huhn findet sich der einfachere Entwicklungsmodus, charakterisiert durch einen ziemlich ausgeglichenen Wachstums- und Differenzierungsverlauf. Beim Star ist hingegen der Myelinisationsprozess anfänglich verzögert, worauf eine Periode der Beschleunigung einsetzt, welche den Adultzustand viel eher erreichen lässt als beim Huhn. Um die Unterschiede im einzelnen zu ermitteln und auf ihre Spezifität prüfen zu können, müssten allerdings noch weitere Vogelarten der verschiedensten Nesthocker- und Nestflüchtertypen in den Vergleich einbezogen werden.

Die Auswertung der Ergebnisse wurde dadurch etwas erschwert, dass aus den beiden extremen Ontogenesegruppen nur je ein Vertreter berücksichtigt werden konnte, und ausserdem zwischen Huhn und Star in Körpergewicht und Brutdauer sehr grosse Unterschiede bestehen. Anstelle des Huhns hätte sich darum die Wachtel als Vergleichsobjekt besser geeignet, doch war die Beschaffung dieses Materials nicht möglich.

LITERATUR

1943. Sutter, Ernst. *Über das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln.* Denkschr. Schweiz. Nat. Ges., Bd. 75, Abh. 1.

N° 15. **A. Weber,** Genève. — Destinée des fibres rétiniennes, après section du nerf optique, chez des larves d'Axolotl. Avec 2 figures dans le texte.
Institut d'anatomie de Genève.

Les causes du neurotropisme nous sont encore totalement inconnues; mais de nombreuses expériences ont démontré, chez les Vertébrés, la réalité de cette attraction des fibres nerveuses vers le point précis de leur terminaison et le rôle indiscutable de ce phénomène, dans l'édification des centres encéphaliques et médullaires, aussi bien que du système périphérique. D'après mes recherches, le neurotropisme d'organisation disparaît très rapidement dans le cours du développement. Lorsqu'elles sont lésées, par exemple, les fibres nerveuses qui se régénèrent, s'accroissent au hasard, se dirigeant vers des zones de moindre résistance, ou suivant les lignes d'orientation des micelles appartenant au milieu environnant, ainsi qu'on le constate dans les cultures. Dans des conditions identiques, on peut observer également un stéréotropisme qui pousse les filaments nerveux en voie de croissance, à s'accrocher, comme à des tuteurs, aux éléments voisins, de préférence à ceux qui ont une forme allongée, tels que vaisseaux, autres nerfs, fibres conjonctives ou musculaires, etc.; en outre, dans les cultures, un thigmotropisme oblige les filaments nerveux à effleurer la surface de la plaque de verre, sur laquelle est déposée la goutte de plasma coagulé.

Chez l'Axolotl, *Amblystoma punctatum*, les fibres du nerf optique ont déjà perdu leur neurotropisme, alors que les larves ne dépassent pas deux centimètres de longueur. Lorsque le nerf a été sectionné dans la cavité orbitaire, un peu plus profondément que l'œil, toutes précautions d'asepsie étant prises, les fibres rétiniennes se régénèrent rapidement, mais se dispersent en tous sens, parmi les éléments de la cavité orbitaire. De même, si la section a été faite au ras du globe oculaire, elles peuvent s'insinuer entre la couche pigmentée de la rétine et la choroïde, se dirigeant ainsi vers l'iris. Plus rarement, les deux moignons du nerf sectionné étant restés en face l'un de l'autre, ils se soudent, mais la cicatrice est très irré-

gulière; les fibres nerveuses s'y entrecroisent dans tous les sens et s'y mêlent à d'autres, venues des nerfs voisins.

Comment expliquer le désaccord entre les résultats que j'ai obtenus et ceux décrits en 1926 et 1927, par R. Matthey, qui a expérimenté aussi sur des Urodèles, Tritons crêtés et larves de Salamandre ? Je suppose que chez ces animaux, comme chez l'Axolotl, le neurotropisme des fibres rétiniennes disparaît précocement; mais ce qui diffère ce sont nos techniques d'opération: R. Matthey énuclée l'œil, puis le remet en place, ou bien sectionne les nerfs optiques à l'intérieur même du crâne. Dans le premier cas, l'auteur n'indique pas jusqu'à quelle profondeur, il a vidé la cavité de l'orbite. En effet, si le nerf optique est coupé loin du globe, il est possible que lors de sa régénération, une partie de ses fibres conservant dans leur croissance la même direction, ait pu atteindre le trou de la base du crâne qui lui est destiné et, y étant canalisée pour ainsi dire, ait abouti à l'encéphale. Lors de la section intracranienne, dans le second cas, les filaments nerveux n'étant soutenus que par quelques travées des leptoméninges, n'ont pu se disperser dans la cavité sous-arachnoïdienne; leur allongement les a conduits à pénétrer au point normal de leur origine apparente, dans la région ventrale du diencéphale. C'est ainsi que ces fibres régénérées reconstitueraient un chiasma total ou partiel, en traversant la ligne médiane, trois ou quatre mois après l'opération. Il eut été intéressant de savoir si chez les Tritons, qui ont subi la section intracranienne du nerf optique, il n'a pas persisté dans l'hypothalamus, des dispositions de la névroglie, capables de servir de guides aux fibres ayant atteint la paroi encéphalique.

Ches les larves de Salamandre, R. Matthey semble avoir observé des phénomènes identiques à ceux qui se passent chez l'Axolotl, après section du nerf optique dans la cavité orbitaire: Le nerf a tendance à former ce que l'auteur nomme des bulbes, sans doute de petits neuromes, et à pousser des prolongements, qui se perdent dans le conjonctif ou dans les muscles voisins, s'accolant aussi aux nerfs qui sont proches, telle la branche ophtalmique du trijumeau. C'est là une manifestation de stéréotropisme et non, comme le pense Matthey, un tropisme dû à une masse nerveuse un peu importante, centre primaire d'attraction, qui agirait sur un nerf en régénération. En ce qui concerne la figure 3 de son travail de 1926, je suppose que le mince ramuscule qui semble prolonger le nerf optique, arrêté

dans sa régénération à l'intérieur de la cavité orbitaire, pourrait bien être constitué par des fibres centrifuges venues de la région hypothalamique du diencéphale.

Les larves d'Axolotl, âgées d'un an et longues d'environ quinze centimètres, sur lesquelles j'ai opéré, ont toutes été soumises à l'imprégnation argentique totale de leur tête, après décalcification,

Fig. 1.

Fibres rétiniennes régénérées, trois semaines après la section du nerf optique chez une larve d'Axolotl, âgée d'un an. L'une d'entre elles aboutit à des filaments extraordinairement fins, qui constituent un appareil métaterminal et vont s'appliquer sur une cellule pigmentaire. Dans le faisceau de fibres et à sa droite, on observe des rondelles, dernières traces de l'existence de collatérales analogues à celle terminée par une sphérule noire qui se détache de la fibrille compliquée, aboutissant à un réticulum métaterminal. Grossissement: 2875; réduction d'un tiers.

suivant les méthodes de l'Institut d'anatomie de Genève. Quatre ont été sacrifiées au bout de trois et quatre semaines; quatre, après trois et quatre mois et deux après quatorze et quinze mois.

Dans la première période (trois à quatre semaines), les fibres rétiniennes restent fines et noires comme à l'état normal. Elles montrent à l'intérieur de la cavité orbitaire, une intense activité de régénération, dont l'aspect rappelle beaucoup celui des cultures. Les filaments nerveux s'éparpillent et forment une série d'arcades entrecroisées. Sur leur trajet, ces fibres donnent naissance à de nombreuses collatérales, extraordinairement fines, qui, les unes aboutissent à de petites rondelles épaisses et argyrophiles, signe prochain de leur dégénérescence, tandis que d'autres s'appliquent sur les éléments voisins, cellules conjonctives ou pigmentaires, fibres nerveuses ou musculaires, par l'intermédiaire de filaments souvent granuleux, à la limite de la visibilité, qui constituent l'*appareil métaterminal* (fig. 1). On ne peut supposer que cette formation, que j'ai décrite récemment, puisse jouer, dans ces différents cas, un rôle fonctionnel. Les fibres rétiniennes du nerf optique qui sont régénérées sous cette forme sont à l'état normal des neurites à conduction cellulifuge et centripète; elles transmettent des excitations venues du fond du globe oculaire. Il est difficile de comprendre à quoi pourraient correspondre des stimulations aboutissant à la rétine et prenant leur point de départ au niveau de terminaisons sensitives placées dans les tissus de la cavité orbitaire. Sans doute faut-il voir essentiellement dans l'appareil métaterminal la forme la plus ténue, actuellement décelable, des télodendrites ou ramifications terminales des neurites ou des axones, qui se constitue lors du développement normal, ou bien au moment ou s'achève la régénération, mais sans que cet aspect soit déterminé par la nécessité d'une fonction motrice ou sensitive.

Lors de la seconde période (trois à quatre mois), les fibres rétiniennes perdent leur argyrophilie et passent après leur imprégnation, par le brun foncé, puis par le brun clair. Leur stéréotropisme les a conduites à pénétrer, en grand nombre, dans les muscles droits de l'œil; elles y constituent des pelotons de filaments fins et peu teintés par l'argent réduit; çà et là, on aperçoit quelques terminaisons en bouclettes, à la surface des fibres musculaires, ce qui ressemble tout à fait à des extrémités de fibres sensitives cellulipètes (fig. 2).

Chez les larves âgées de quatorze et quinze mois, les fibres rétiniennes ont totalement disparu de la cavité orbitaire; le début de

leur dégénérescence est sans doute indiqué par la perte de leur argyrophilie, au troisième et au quatrième mois.

Il résulte donc de mes expériences, que les fibres rétiniennes sectionnées dans la cavité orbitaire de larves d'Axolotl, âgées d'un an, ne peuvent reconstituer un nerf optique et atteindre ainsi le cerveau, que si les deux moignons restent au contact l'un de l'autre (deux cas). Il n'y a pas là une manifestation d'un véritable neuro-

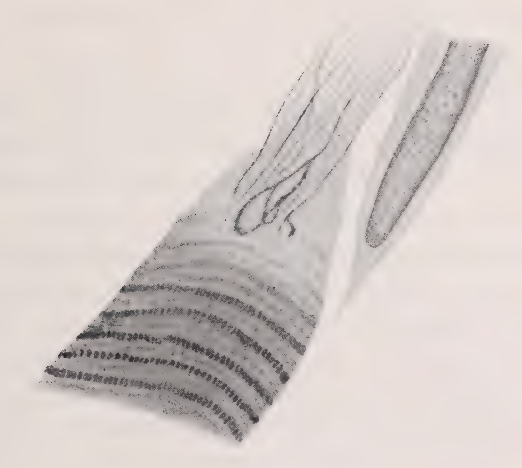


Fig. 2.

Fibres rétiniennes ayant en grande partie perdu leur argyrophilie, trois mois après la section du nerf optique, chez une larve d'Axolotl âgée d'un an. Quelques-unes aboutissent à des bouclettes, dont l'une a été sectionnée par la coupe et qui s'appliquent sur une fibre musculaire striée, à la manière de terminaisons sensitives. Même grossissement et même réduction que pour la figure 1.

tropisme, mais seulement d'un stéréotropisme; en effet, de nombreux observateurs ont démontré que c'est à l'intérieur d'un fragment de nerf dégénéré, que la régénération des fibres trouve les conditions les plus favorables. Lorsque l'accolement des deux moignons ne se produit pas, aucun tropisme ne dirige les fibres en voie de régénération vers le fond de la cavité orbitaire et grâce à un orifice de la base du crâne, vers la région hypothalamique du cerveau intermédiaire. Les fibres croissent alors au hasard, en s'éparpillant suivant des lois qui semblent les mêmes pour les cultures de tissu nerveux. Mais il n'est pas impossible que dans ces conditions, certaines fibres se dirigeant droit devant elles,

puissent atteindre les centres encéphaliques, ainsi dans une des greffes réalisées par Matthey, celle d'un globe oculaire implanté sous la peau du crâne d'une larve de Salamandre; l'auteur y voit, à tort, une manifestation de la neurobiotaxie. L'absence d'imprégnation argentique et l'aspect de la coupe ne me permettant pas de pousser plus loin cette discussion.

En résumé, les observations que j'ai faites chez l'Axolotl montrent que le neurotropisme embryonnaire disparaît très précocement. Dès que l'on s'adresse à des larves dépassant deux centimètres de longueur totale, les fibres rétiniennes ne montrent plus qu'un stéréotropisme, qui les pousse à s'appliquer sur les éléments voisins, ou bien si les circonstances le permettent, à pénétrer dans les gaines devenues libres par la disparition des axones du moignon central; dans ce cas elles peuvent rejoindre le cerveau intermédiaire.

La régénération désordonnée des fibres rétiniennes est tout à fait intense dans les trois ou quatre semaines qui suivent l'opération; quatre à cinq mois après cette dernière, s'observent les premières manifestations de dégénérescence: perte de l'argyrophilie des fibres et apparition de neuromes. Dix mois plus tard, les éléments du nerf optique ont totalement disparu de la cavité orbitaire.

Lorsque leur régénération paraît au maximum de son activité, les fibres rétiniennes possèdent à leur extrémité, au contact des éléments voisins, des appareils métaterminaux typiques, qu'on ne peut considérer comme étant fonctionnels. Alors que la dégénérescence des fibres commence, on trouve encore des aspects de terminaisons sensitives appartenant aux filaments du nerf optique et qui ont la forme de bouclettes appliquées sur des fibres musculaires striées.

BIBLIOGRAPHIE

1926. Matthey, R. *La greffe de l'œil. I. Etude histologique sur la greffe de l'œil chez la larve de Salamandre* (Salamandra maculosa). Rev. suisse de Zool., vol. 33.

1927. —— *La greffe de l'œil. Etude expérimentale de la greffe de l'œil chez le Triton* (Triton cristatus). W. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organism., Bd. 109.

1943. Weber, A. *L'appareil nerveux métaterminal.* C. R. de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève, vol. 60.

1944. —— *Nouvelles recherches sur l'imprégnation argentique des éléments nerveux.* Bull. d'Histol. appliquée, vol. 21.

1944. —— *Recherches sur le neurotropisme.* C. R. de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève, vol. 61.

1944. —— *Résultats tardifs de la section du nerf optique chez l'Axolotl.* C. R. de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève, vol. 61.

N° 16. **E. Hadorn**, Zürich. — Entwicklungsleistungen und Unverträglichkeitsreaktionen bei Art-Chimären von *Triton* [1]. Mit 5 Textabbildungen.

Zoologisch -vergl. anat. Institut Zürich.

Wir stellten uns die Aufgabe, die Entwicklungsleistungen von chimärischen Verbindungen zwischen *Triton alpestris* und *Triton palmatus* zu untersuchen. Sind solche Chimären beliebig lange lebensfähig oder kommt es zu einer Unverträglichkeitskrise, die auf einer bestimmten Entwicklungsstufe zum Tode führt ? Diese spezielle Fragestellung ergab sich aus den bisherigen Erfahrungen der Entwicklungsphysiologen, wonach sich einzelne Art-Kombinationen störungsfrei über die Metamorphose hinaus entwickeln, während andere Chimären bei ähnlichem Verwandschaftsgrad der Partner nach anfänglich normalem Larvenleben — früher oder später — meist vor Vollendung der Metamorphose zugrunde gehen (vergl. Humphrey und Burns 1939 [2]).

Versuchsanordnung.

Als Gastrulae oder frühe Neurulae wurden die Keime halbiert und Querhälften so aneinandergefügt, dass im einen Falle ein *alpestris*-Kopf (*a*) mit einem *palmatus*-Rumpf-Schwanzteil (*p*) verwächst, während in der reziproken Kombination sich ein *p*-Kopf mit der *a*-Hinterhälfte verbindet. Die Kombinationen

---

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der „Stiftung für wissenschaftl. Forschung an der Universität Zürich".

[2] J. Exp. Zool., 81, 1939.

erster Art sollen im folgenden als *a-p*, die reziproken als *p-a* bezeichnet werden. Ausser solchen Querchimären wurden auch einige Längschimären hergestellt. Da der Keim jeweils mit Nilblausulfat vital gefärbt wurde, blieb die Materialgrenze in der Larve bis zum Abbau der Pigmentgranula sichtbar.

Entwicklungsleistungen.

Wir berücksichtigen in diesem Bericht nur solche Chimären, bei denen keine schweren Operations- und Verheilungsfehler vorlagen,

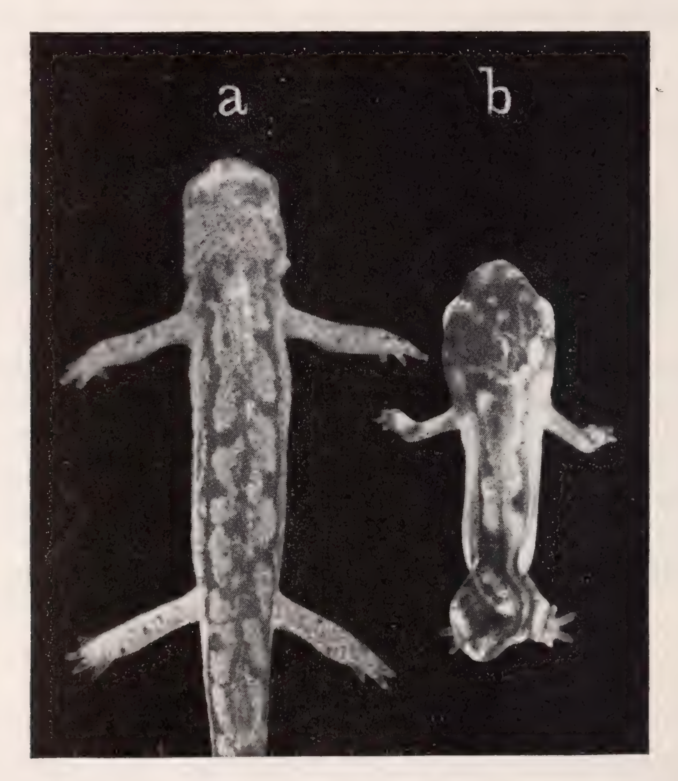


Abb. 1.

Metamorphosiertes reziprokes Chimärenpaar.

Links: *p-a*; rechts: *a-p* (bei diesem Tier ist infolge eines Operationsdefektes die Schwanzregion missbildet). Vergr. 3,3 ×

so dass ein normales Fressen möglich war. Es sind dies 10 Querchimären (5 *a-p* und 5 *p-a*) und 1 Längschimäre. Alle 11 Tiere

erreichten ein metamorphosereifes Larvenstadium. Davon starben 7 Chimären (oder mussten wegen drohenden Todes fixiert werden) und zwar: im Anfangsstadium der Metamorphose (2 *a-p*-Fälle), im Verlaufe der Metamorphose (1 Längschimäre u. 1 *a-p*) oder erst ½—1 Monat nach Beendigung der Metamorphose (1 *a-p* u. 2 *p-a*). Die übrigen 4 Chimären leben zur Zeit noch (1 Jahr nach der Operation). Allerdings hat nur eine von ihnen (*p-a*, Abb. 1 *a*) normal und rechtzeitig metamorphosiert, eine zweite (*p-a*) entwickelte wohl das adulte Farbkleid, hat aber noch kleine Kiemensbüschel — die beiden übrigen (*p-a* u. *a-p*) verblieben im Vor-Metamorphose-stadium.

Abb. 2.

Längschimäre zur Zeit der Entwicklungskrise in Ventralansicht. Rechte Körperseite *alpestris*; linke Seite *palmatus*. Man beachte die Artunterschiede in der Extremitätengrösse. Vergr. 3,4 ×

Die Abb. 1 zeigt ein Chimärenpaar, bei dem es gelang, beide reziproken Kombinationen einer Operation über die Metamorphose zu bringen. Abb. 2 stellt die Längschimäre im Stadium der Entwicklungskrise dar. Der artspezifische Grössenunterschied zwischen den Teilstücken des grosswüchsigen *Triton alpestris* und des kleineren *Triton palmatus* kommt in der Kopfgrösse (Abb. 1) und der Extremitätenlänge (Abb. 2) deutlich zum Ausdruck.

Die Entwicklungskrise.

Wir suchen zunächst nach gemeinsamen, äusserlich sichtbaren Zeichen einer als Todesursache in Frage kommenden Unverträglichkeitsreaktion. In 4 Fällen wurde mit eintretender Krise eine starke Blutstauung im *p*-Teil der Chimäre festgestellt. Die Zirkulation in den Hautgefässen stoppt, und es

bilden sich ausgedehnte Lakunen. Sodann scheint charakteristisch eine dem Tode vorausgehende Lähmung der Körpermuskulatur. So lag z. B. die Chimäre der Abbildung 1 *b* während 4 Tagen vollständig bewegungslos in der Zuchtschale und dies bei noch anhaltender Herztätigkeit.

In diesem Zusammenhang ist von Interesse, dass HUMPHREY und BURNS (1939) an parabiotischen und chimärischen Verbindungen zwischen verschiedenen *Amblystoma*- Arten zur Zeit einer Unverträglichkeitskrise ähnliche Zirkulationsstörungen feststellten

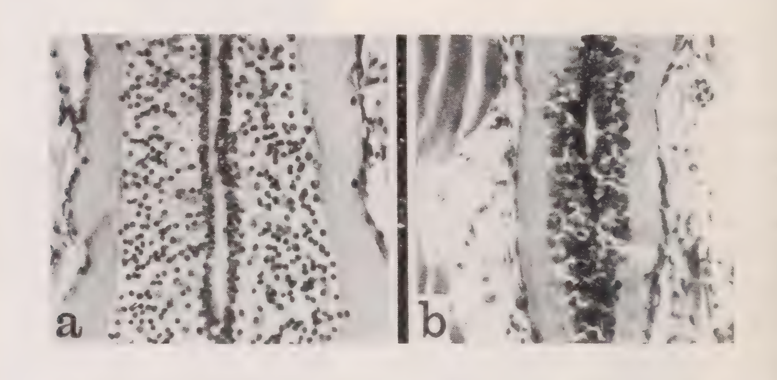


ABB. 3.

Längsschnitte durch das Neuralrohr einer Querchimäre.

a) Medulla mit starker Kernpyknose, einzig einige das Lumen begrenzende Zellkerne noch normal.

b) Hinteres Rumpf-Rückenmark mit normalen Kernen. Vergr. 130 ×

und zwar auch nur in den Hautgefässen des einen Partners, des kleinwüchsigen *punctatum*-Anteils; der grosswüchsige *tigrinum*-Teil blieb davon verschont. Diese Störungen, die häufig mit Lähmungen verbunden waren, gingen bei den *Amblystoma*-Kombinationen ebenfalls dem Tode voraus.

Neben solchen Übereinstimmungen zeigen sich zwischen den Befunden von HUMPHREY und BURNS und meinen Beobachtungen wesentliche Verschiedenheiten: Während im *punctatum*-Material der *Amblystoma*-Verbindung ein in der Extremitäten-Epidermis beginnender Gewebszerfall einsetzt, dem ein vollständiger Abbau ganzer Beine folgen kann, fand ich nichts Entsprechendes, weder an den *p*-noch an den *a*-Extremitäten.

Histologischer Befund.

Die Schnittuntersuchungen haben ein auffallend übereinstimmendes Schädigungsbild aufgedeckt. Für alle 7 untersuchten Chimären (gleichgültig, ob *a-p* oder *p-a* und ebenso für die Längschimäre) ist charakteristisch eine weitgehende bis vollständige Zelldegeneration im vorderen und mittleren Zentralnervensystem (Abb. 3*a*). Das Gewebe wird locker und das Chromatin der Zellkerne verklumpt *pyknotisch.* Das Schwanzmark dagegen und häufig auch das hintere Rumpfmark erscheint normal (Abb. 3 *b*). Auch im cranialsten Bereich des Vorderhirns fanden wir nicht selten noch einige normale Areale. Um blosse postmortale Veränderungen kann es sich nicht handeln, da sich die Pyknose auch bei Tieren findet, die in noch lebendem Zustand fixiert wurden. Wie weit gerade bei einer solchen Chimäre die Kernpyknose (*pyk*) im Hirn gehen kann, zeigt die Abbildung 4. Hautdrüsen (*H*) und metamorphosierte Epidermis (*Ep*) sind normal. Wir verstehen nun die bei diesem Tier beobachtete 4 Tage andauernde Lähmung.

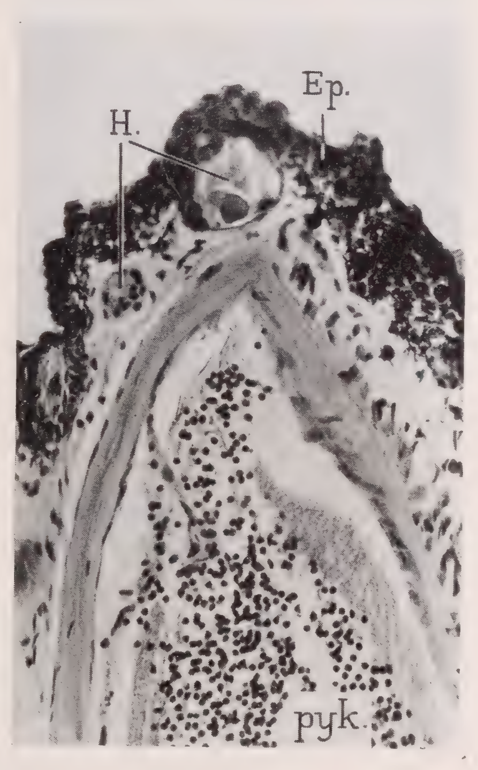


Abb. 4.

Querchimäre (der Abb. 1 *b*).

Frontaler Anschnitt einer Vorderhirnhemisphäre mit pyknotisch degeneriertem Neuralgewebe (pyk) und normaler Epidermis (Ep) mit Hautdrüsen (H). Vergr. 135 ×.

Im Gegensatz zu der Gewebsdegeneration im Hirn-Rücken-

markssystem zeigen die meisten übrigen Organsysteme eine normale Histologie. Dies gilt für die Haut, die Sinnesepithelien von Auge, Ohr und Nase, für Darm, Nieren und Gonade.

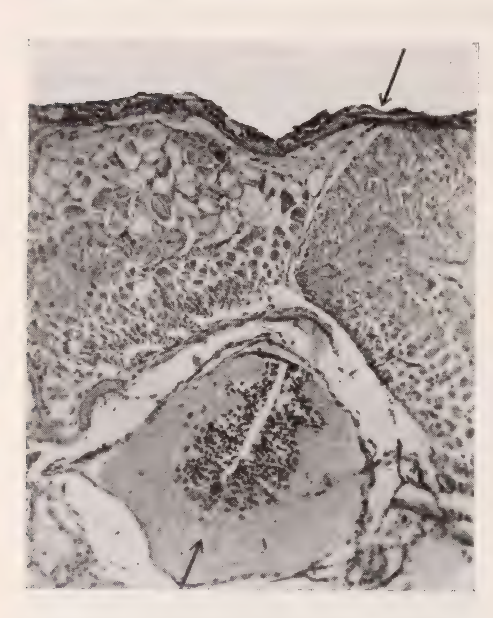


Abb. 5.
Längschimäre (der Abb. 2).
Über dem Neuralrohr (mit Kernpyknose) links: die degenerierte p-Muskulatur; rechts der (durch Pfeile bezeichneten) Mediane: die normalen a-Muskeln. Vergr. 53 ×.

Uneinheitlich sind die Feststellungen inbezug auf das Blut und die Leber, wo gelegentlich Zellgruppen mit pyknotischen Kernen gefunden wurden.

Eine Sonderstellung scheint schliesslich die Muskulatur einzunehmen. Bei 4 Chimären fand ich — namentlich im Kopfbereich — eine „vakuolisierte" Muskulatur, deren Sarcoplasma weitgehend abgebaut ist. Die Abbildung 5 zeigt dies für die Längschimäre der Abbildung 2. Hier ist der Muskelzerfall scharf auf den *p*-Teil beschränkt.

Zusammenfassung.

1. Bei *Triton*-Chimären mit je einer *alpestris*- und *palmatus*-Hälfte setzt eine letal wirkende Unverträglichkeitsreaktion frühestens zu Beginn der Metamorphose ein. Die Krise kann aber auch bis nach Beendigung der Metamorphose hinausgeschoben werden. In einem Falle (mindestens) wurde sie entweder nie akut, resp. letal oder konnte weitgehend überwunden werden. Auf welchen Grundlagen die individuelle Variabilität beruht, wissen wir nicht. Ähnliches stellten auch Humphrey und Burns fest.

2. Die Unverträglichkeitsreaktion führt zu einem organ- und gewebsspezifischen Schädigungsmuster mit dominierender Wirkung im vorderen Zentralnervensystem. Diese lokalen Zerstörungen erklären die dem Tode vorausgehenden Lähmungserscheinungen.
3. In unserer Kombination leidet nicht nur (wie bei Humphrey und Burns) der „schwächere" Partner. Die Zellzerstörung im Zentralnervensystem ergreift zuerst und am stärksten den Hirn- und vorderen Rückenmarksbereich, gleichgültig, ob *alpestris* oder *palmatus* diese Region liefert. In Bezug auf die bei einigen Fällen beobachteten Muskeldegenerationen und die Zirkulationstörungen in der Haut scheint allerdings der *p*-Partner stärker, wenn nicht ausschliesslich betroffen.

Nº 17. **Jacques Aubert,** Lausanne. — Le microptérisme chez les Plécoptères (Perlariés).

Par microptérisme, les entomologistes entendent un cas de dimorphisme sexuel consistant en l'atrophie plus ou moins poussée des ailes de l'un des sexes. Chez les Perlariés, il intéresse surtout les ♂, exceptionnellement les ♀. Il peut se produire une réduction considérable des ailes, qui, ne recouvrant plus que les deux ou trois premiers tergites abdominaux, donnent à l'insecte l'aspect d'un Staphylin ou d'une Forficule. Aucun cas d'aptérisme n'a été signalé jusqu'ici. Nous pouvons distinguer trois types:

A. La ♀ est normale, le ♂ est microptère. C'est le cas le plus courant. Le type le plus répandu chez nous est *Dinocras cephalotes* Curt.

B. Le ♂ et la ♀ sont microptères, mais l'atrophie des ailes est plus poussée chez le ♂ que chez la ♀. Les espèces de ce type sont soit alpines, soit nordiques et le microptérisme tend à augmenter avec l'altitude ou la latitude (Arcynopteryx). Une seule espèce est connue chez nous: *Dictyogenus fontium* Ris.

C. Les deux types précédents peuvent parfois se superposer. Nous avons trouvé aux sources de l'Orbe (Vallorbe, altitude 850 m.) des *Dinocras cephalotes*, espèce du type A, dont le ♂ a les ailes sensiblement plus atrophiées qu'en plaine et dont les ♀ présentent en outre une nette tendance au microptérisme.

Le tableau ci-dessous donne une vue d'ensemble de la classification actuelle des Plécoptères. Il permet au lecteur de se rendre compte du nombre d'espèces européennes (E), du nombre d'espèces signalées à ce jour en Suisse (S), de la répartition des espèces microptères (M) et des cas de microptérisme connus en Suisse (MS). Les genres en italique sont ceux signalés dans notre pays.

Famille	Genre ou sous-genre	E	S	M	MS
Perlodidae	*Perlodes*	6	5	3	dispar Rmb. mortoni Klp.
	Dictyopterygella	3	—	1	
	Isogenus	1	1	—	
	Dictyogenus	5	5	1	fontium Ris.
	Arcynopteryx	4	—	4	
Perlidae	*Perla*	6	4	2	
	Dinocras	3	2	1	cephalotes Curt.
	Marthamea	2	—	1	
	Agnetina	2	—	—	
	Hemimelaena	1	—	—	
Chloroperlidae	*Isopteryx*	8	4	—	
	Chloroperla	7	5	1	
Capniidae	*Capnia*	4	4	2	vidua Klp. nigra Pict.
	Capnioneura	3	1	1	
	Capnosis	1	—	—	
Taenioptery-gidae	*Nephelopteryx*	4	2	1	
	Taeniopteryx	7	5	2	trifasciata Pict.
	Oemopteryx	1	—	1	
	Rhabdiopteryx	3	2	—	
Nemuridae	*Nemura*	32	21	—	
Leuctridae	*Leuctra*	33	21	—	
	Strobliella	1	—	—	
		135	83	21	

Le tableau suivant donne la liste des espèces européennes, leur type de microptérisme et leur habitat:

Perlodes dispar Rmb.	A	Europe centrale, *Suisse.*
» *mortoni* Klap.	A	Europe centrale, *Suisse.*
» *rectangula* Pict.	A	Espagne.
Dictyopterygella recta Kmp.	A	Europe septentrionale, Norvège.
Arcynopteryx compacta McLach.	A	Russie arctique, Sibérie.
» *transsylvanica* Klp.	B	Alpes de Transylvanie.
» *carpathica* Klp.	A	Carpathes.
» *dovrensis* Mort.	B	Norvège.
Dictyogenus fontium Ris	B	*Suisse*, Autriche.
Perla carlukiana Klp.	A	Angleterre.
» *madritensis* Rmb.	A	Espagne.
Dinocras cephalotes Curt.	A	*Suisse*, Europe centrale.
Marthamea selysii Pict.	A	France, Belgique, Allemagne.
Chloroperla difformis Klp.	A	Europe centrale, Bohème.
Capnia vidua Klp.	A	*Suisse*, Europe centrale.
» *nigra* Pict.	A	*Suisse*, Europe centrale.
Capnioneura brachyptera Desp.	A	France, Pyrénées.
Taeniopteryx trifasciata Pict.	A	*Suisse*, Europe.
» *putata* Newm.	A	Angleterre.
Nephelopteryx araneoides Klp.	A	France, Belgique, Allemagne.
Oemopteryx löwii Alb.	A	Autriche, Allemagne.

Certaines espèces, dont le ♂ est microptère, sont extrêmement voisines d'autres dont le ♂ est macroptère, les ♀ étant très semblables; la différence de taille des ailes semble à première vue le seul caractère distinctif. C'est en particulier le cas pour *Dinocras cephalotes* Curt. et *Perla baetica* Ramb. Un bref résumé de l'opinion de quelques auteurs montre que l'unanimité est loin d'être réalisée.

En 1888, Albarda admet que *baetica* est identique à *cephalotes* et ne considère pas le microptérisme comme un caractère spécifique.

Ris en 1903 et Neeracher en 1910 sont du même avis. Ris admet que *cephalotes* et *baetica* sont des variations géographiques d'une même espèce, qui comme *Dictyogenus fontium* Ris, existe sous deux formes, l'une microptère, l'autre macroptère.

Klapalek, le père de la classification actuelle des Plécoptères, dans divers travaux (1909 et 1923) considère toujours *cephalotes* et *baetica* comme deux espèces différentes.

Schoenemund, en 1924, a la même opinion.

Il nous a semblé intéressant de tenter d'élucider cette contradiction, et l'étude du matériel abondant que nous avons capturé en Suisse romande de 1942 à 1944 nous permet d'affirmer que *Dinocras cephalotes* Curtis et *Dinocras baetica* Rambur sont deux

espèces bien distinctes. On peut les reconnaître grâce aux caractères suivants:

	Cephalotes	*Baetica*
Aile	♂ microptère. Chez les deux sexes grisâtre.	♂ macroptère. Chez les deux sexes jaune brunâtre.
Tête	Même couleur que le thorax brun foncé.	Un peu plus claire que le thorax brun foncé.
Abdomen	Même couleur que le thorax.	Jaune fauve, nettement plus clair que le thorax.
Antenne et Cerque	Même couleur que le corps.	Brun très foncé, presque noir, nettement plus foncé que l'ensemble du corps.
Larve	Brun chocolat, avec quelques-uns des dessins clairs, occupant une surface restreinte. Cerques et antennes de la couleur du corps.	Brun chocolat avec des dessins clairs occupant une surface plus grande. Cerques et antennes plus foncés que le corps.

Ces caractères sont plus sûrs que les rapports céphaliques et ocellaires préconisés par Klapalek en 1923. Il y a lieu de faire cependant une réserve: ces différences de coloration ne s'observent que sur du matériel frais ou conservé dans l'alcool; elles sont alors très constantes et faciles à remarquer; mais elles disparaissent complètement après quelques années chez les individus séchés, l'identification exacte de femelles isolées dans des collections un peu anciennes devient de ce fait impossible. On pourrait aussi objecter que la coloration varie avec l'âge chez les Perlariés, les individus fraîchement mués étant plus clairs que les individus plus âgés, mais les différences signalées plus haut apparaissent immédiatement après la mue imaginale.

Dinocras cephalotes Curt. et *Dinocras baetica* Ramb. ont en outre une distribution géographique différente en Suisse romande. *D. cephalotes* se trouve un peu partout dans les rivières de moyenne grandeur, du Jura aux Préalpes. *D. baetica*, par contre, semble localisée dans les rivières qui descendent du Jura: Versoix, cours supérieur de la Venoge, Orbe.

La même confusion entre une forme microptère et une forme macroptère parente s'est aussi produite pour d'autres espèces, en particulier:

Perlodes dispar Ramb. (♂ micr.) et *Perlodes microcephala* Pict. (♂ macr.);

Taeniopteryx araneoides Klp. (♂ micr.) et *Taeniopteryx nebulosa* L. (♂ macr.);

Taeniopteryx trifasciata Pict. (♂ micr.) et *T. kempnyi* Klp. (♂ macr.).

Il existe par contre un bon nombre d'espèces ou aucune confusion n'est possible, c'est en particulier le cas des *Capnia*, *Oemopteryx* et *Arcynopteryx*.

Quelques cas ne sont pas encore bien élucidés; *Chloroperla difformis* Klp. à ♂ microptère est-elle identique ou non à *Chloroperla helvetica* Schoch, dont l'authenticité semble d'ailleurs douteuse ? Qu'en est-il de *Perlodes mortoni* Klp. ? Est-ce la forme microptère de *Perlodes microcephala* Pict. ou est-ce une bonne espèce ?

Tout en arrivant à une conclusion contraire à celle de Ris dans le cas de *D. cephalotes*, nous sommes d'accord avec cet auteur pour constater que le microptérisme n'est pas toujours un caractère spécifique. En particulier chez *Dictyogenus fontium*, le ♂ est tantôt microptère, tantôt macroptère, il existe tous les intermédiaires entre les deux formes et de plus la femelle est parfois aussi microptère. Nous avons vu plus haut que les *Arcynopteryx* ont un comportement analogue et que ce type de microptérisme variable semble lié à des facteurs géographiques.

BIBLIOGRAPHIE

1889. Albarda, H. *Notes sur les Perlides décrites par le Dr Rambur.* Ann. Soc. Ent. Belgique, vol. 33, p. 37-48.

1903. Ris, F. *Einiges über kurzflügligen Perliden.* Mitt. Sch. Ent. Ges., 10, p. 443-448.

1909. Klapalek, F. *Plecoptera, Steinfliegen.* Süsswasserfauna Deutschlands, fasc. 8, p. 31-95.

1910. Neeracher, F. *Die Insektenfauna des Rheins und seiner Zuflüsse bei Basel.* Rev. suisse de Zool., 18, p. 497-590.

1923. Klapalek, F. *Perlidae.* Collections du baron de Selys-Longchamps, Bruxelles.

1924. Schoenemund, E. *Plecoptera.* Tierwelt Mitteleuropas, vol. 4, part V, p. 1.

Nº 18. G. Andres, Bern. — Über die Entwicklung des Anurenlabyrinths in Urodelen (Xenoplastischer Austausch zwischen *Bombinator* und *Triton alpestris*). Mit 4 Textabbildungen.

Zoologisches Institut der Universität Bern.

Um die Entwicklungsfähigkeit des Amphibienlabyrinths in einem systematisch ordnungsfremden, lagegemäss aber normalen Organmilieu zu prüfen, wurden Labyrinthanlagen von *Triton-* und *Bombinator-*Keimen in verschiedenen Altersstadien ausgetauscht. Bei der Untersuchung der Entwicklungsfähigkeit müssen wir drei Teilgebiete berücksichtigen: die Morphogenese, die Histogenese und die physiologische Einordnung des xenoplastischen Organs in das Funktionssystem des Wirts.

Die Entwicklung des ordnungsfremden Implantats sollte sich unter optimalen und womöglich standardisierten Bedingungen vollziehen. Daher muss ein Experiment gefunden werden, das beides annähernd gewährleistet. Zunächst sollte die Operation homotop sein, denn Sternberg (1924) hat nachgewiesen, dass sich heterotop transplantierte Labyrinthanlagen auch schon innerhalb der gleichen Art regelmässig gestört entwickeln. Dann ist naturgemäss für xenoplastische Verpflanzung erst recht der orthotope Typus nötig. Ferner soll die Operation die normale Frühentwicklung des chimärischen Keimes möglichst wenig stören.

Holtfreter (1935) hat bei seinen *Triton-*Anurenchimären u. a. auch xenoplastische Labyrinthe erhalten, jedoch waren von 36 Fällen nur 2 gut entwickelt (vergl. seine Abb. 26 u. 27). Er hat den Austausch grosser Keimbereiche im Gastrulastadium vorgenommen und dementsprechend grössere xenoplastische Organkomplexe, gleichzeitig aber auch starke Entwicklungsstörungen erhalten. Für die eingangs erwähnten speziellen Fragestellungen ist aber eine länger dauernde Aufzucht der Larven oft unerlässlich. Da eine solche nach der Operation im Gastrulastadium nur selten gelingt, wurde von diesem Experiment abgesehen.

Auf Anregung von Herrn Prof. BALTZER[1] habe ich zunächst den Austausch präsumptiver Labyrinthbereiche zwischen Neurulen, sowie den Austausch von Ohrgruben oder Bläschen zwischen jüngeren Schwanzknospenstadien ausgeführt. Speziell nach der letzteren Methode erhielt ich brauchbare Fälle (sowohl *Bombinator*-Larven mit implantiertem *Triton*-Labyrinth, als auch *Triton*-Larven mit *Bombinator*-Labyrinth). Daher werden die Untersuchungen in dieser Richtung weitergeführt.

ABB. 1.

a) *Triton*-Neurula (11 Stunden nach der Operation im Stad. 12/13 nach GLAESNER). *Bombinator*-Implantat (Wulst und angrenzende Epidermis mit Nilblausulfat vitalgefärbt) gut eingeordnet.

b) *Triton*-Embryo (21 Stunden nach der Operation im Stad. 14/15).

c) *Bombinator*-Embryo der gleichen Serie wie *Triton* in Bild *b*. (Ebenfalls 21 Stunden nach der Operation.) Der Keim lieferte als Spendergastrula Bauchektoderm. Das *Triton*-Implantat bildet eine Blase im Rumpf. Vergr. 10 ×.

Klarere Ergebnisse aber konnte ich erzielen, wenn Ektoderm der Unkengastrula vor seiner Unterlagerung — und damit vor seiner Determinierung — in die *Triton*-Neurula verpflanzt wurde. Namentlich im jüngsten Neurulastadium (GLAESNER 13—14) lässt sich bei *Triton alpestris* das Ektoderm bis zur Neuralplatte hinauf

[1] Für seine freundliche Unterstützung möchte ich ihm herzlich danken.

meist ohne stärkere Beschädigung des darunter liegenden Mesoderms abheben, worauf die Wunde mit nichtunterlagertem praesumptivem Bauchektoderm der späten Unkengastrula bedeckt werden kann. Das ordnungsfremde Ektoderm heilt leicht ein und macht gewöhlich schon die ersten Gestaltungsbewegungen in der neuen Umbegung gut mit (Abb. 1).

Infolge der grösseren Entwicklungsgeschwindigkeit des *Bombinator*-Keims ist der Altersunterschied zwischen *Triton*-Wirt und Unkenimplantat meist kurz nach Schluss des Medullarrohrs ausgeglichen. Für das Experiment ist dies ein Vorzug: das Labyrinth wird erst nach der Operation vom Wirt induziert und durchläuft seine erste Gestaltung synchron mit dem Wirtslabyrinth. Gleich wie das Labyrinth sind auch alle übrigen im *Triton*-Wirt entstandenen xenoplastischen Differenzierungen reine *Bombinator*-Ektodermderivate, die den Anstoss zu ihrer Entwicklung im Wirt erhalten haben. Sie betreffen vor allem Teile der ektomesodermalen Viszeralbögen. Diese Klarheit bezüglich der Herkunft fehlt beim wechselseitigen Verpflanzen zwischen Neurula-, bezw. Schwanzknospenstadien, wo mit dem Ohrbläschen meist auch Mesoderm mitgerissen wird. Allerdings besitzt die beschriebene Operationsart den Nachteil, dass ein entsprechendes Gegenexperiment nicht möglich ist, da ein Ektodermimplantat aus der langsam sich entwickelnden *Triton*-Gastrula hinter der *Bombinator*-Neurula als Wirt erst recht in der Entwicklung zurückbleibt.

Wie nach den grundlegenden Spemannschen Experimenten (vergl. Spemann 1936) zu erwarten war, ist die Entwicklung des Implantats ortsgemäss darin, dass sich aus dem praesumptiven Bauchektoderm ein Labyrinth entwickelt, spendergemäss aber darin, dass dieses Labyrinth Unkenmerkmale ausbildet. Es entwickelt sich wie beim Normalkeim schneller und seine allgemeinen Dimensionen sind grösser als beim *Triton*-Labyrinth. Auf andere Merkmale soll bei der folgenden Besprechung einiger Einzelfälle hingewiesen werden:

A. *Bombinator*-Gastrulaektoderm in *Triton*-Neurula.

1. Beispiel: BoA XXXIII A_2 (vergl. Abb. 2).

Die *Triton*-Larve A_2 wurde 9 Tage nach der Operation im Stadium mit kurzen Vorderbeinanlagen (Glaesner 34) fixiert. Sie

bewegte sich auffallend rasch und normal. In ihrem *Bombinator*-Labyrinth konnte im Leben ein Statolith wie bei normalen Unkenlarven desselben Alters festgestellt werden. Die Rekonstruktion der Schnitte ergibt einen erheblichen Grössenunterschied: das *Bombinator*-Labyrinth hat ungefähr die doppelte Grösse der Wirtslabyrinthblase erreicht. Ferner zeigt sich ein Vorsprung in der Differenzierung. Während beim *Triton*-Labyrinth die Ausbildung der Bogengänge erst durch eine dorsolaterale Einbuchtung angedeutet ist, sind beim Spenderlabyrinth schon 4 Zapfen ins Innere des Lumens vorgetrieben worden (in der Abb. nur 1 getroffen). Auch die Verteilung des Sinnesepithels ist schon weiter fortgeschritten.

Abb. 2.

Querschnitt durch mittlere Labyrinthregion von A_2 der Serie XXXIII.

Links im Bild das grössere *Bombinator*-Labyrinth (Bo). Dorsomedial der Saccus endolymphaticus (Se), ventral davon die Macula sacculi (Ma), dorsolateral Abfaltung des seitlichen Bogenganges (Ca). Tr = *Triton*-Labyrinth. Vergr. 50 ×.

2. Beispiel: BoA XXXVII A_1 (vergl. Abb. 3).

Die Molchlarve A_1 wurde im Alter von 14 Tagen nach der Operation fixiert. In diesem Stadium (Glaesner 42) beginnen die Kontrollarven zu fressen. Gleichzeitig stützen sie sich von nun an auf ihre Vorderbeine. Auch beim Versuchstier waren die Bewegungen normal, ebenso das Aufstützen der Vorderbeine und die Schnappreaktion.

Die Schnitte ergeben, dass sich das *Bombinator*-Labyrinth in *Triton* typisch spendergemäss weiterentwickelt hatte. Es ist auch hier etwa doppelt so gross wie das Wirtslabyrinth der Gegenseite. Wie im normalen *Bombinator*-Labyrinth dominiert die Pars superior (Utriculus und Bogengänge) über die Pars inferior (Sacculus und acustischer Teil des Labyrinths). Beim *Triton* ist die Pars inferior verhältnismässig weiträumiger. Ausser der Pars neglecta

(ihr wird acustische Funktion zugeschrieben), die sich noch nicht sicher abgrenzen lässt, sind alle Sinnesepithelien ausgebildet und stehen durch Nervenstränge mit dem Stato-Acusticus-Ganglion in Verbindung, welches seinerseits Nervenfasern ins Nachhirn entsendet. Das Ganglion und seine Nerven sind chimärisch: die Neuronen sind vom Implantat, die peripherischen Gliascheiden vom Wirt gebildet worden. Ihre verschiedene Herkunft kann aus der Grösse und Farbe der Kerne erschlossen werden. Die Knorpelkapseln sind der verschiedenen Grösse der sie induzierenden Labyrinthe angepasst, in ihrer histologischen Differenzierung jedoch einander gleich.

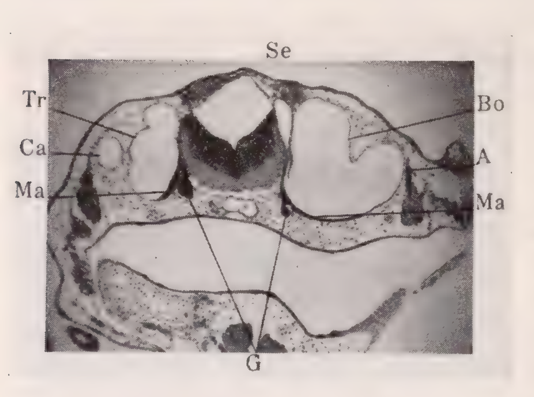


Abb. 3.
Querschnitt durch *Triton*-Larve A_1 der Serie XXXVII.

Das grosse *Bombinator*-Labyrinth (Bo) im Bereich der seitlichen Ampulle (A) und des Saccus endolymphaticus (Se) getroffen. Beim kleineren Wirtslabyrinth liegt der Saccus endol. 5 Schnitte weiter hinten. Auf beiden Seiten ist ventral von der Macula sacculi (Ma) das Acusticusganglion (G) angeschnitten Ca = seitlicher Bogengang. Vergr. 30 ×.

B. *Bombinator*-Ohrgrube in *Triton*

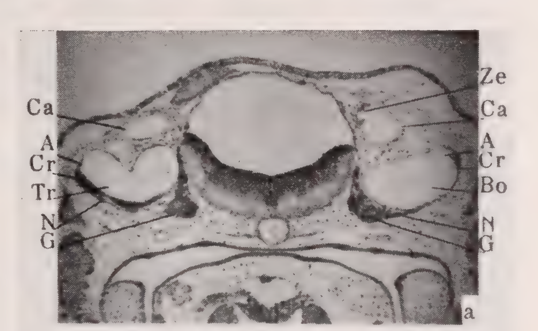
(Verpflanzung im frühen Schwanzknospenstadium).

Beispiel: Bo A XXIV A_3 (links operiert; vergl. Abb. 4).

Die Larve A_3 wurde bis zum 22. Tage nach der Operation aufgezogen. Sie hatte gefressen und das Stadium mit ausgebildeten Vorderbeinen und kurzen Hinterbeinstummeln erreicht (Glaesner 45 46). Während früher nichts aufgefallen war, kippte das Tier in den letzten Tagen vor dem Fixieren konstant und stark nach links um; dabei stützte es sich ganz auf das etwas angezogene linke Vorderbein, während das rechte den Boden nur mit den Phalangenspitzen berührte. Die Schnitte ergeben beginnende Degeneration des implantierten *Bombinator*-Labyrinths, das in seinen Haupt-

eilen jedoch noch klar zu erkennen ist. Hier hat sich auch die Pars basilaris weiter differenziert. Sie weist Reste einer Membrana ectoria auf und entspricht hierin dem normalen Labyrinth einer gleichalten *Bombinator*-Larve derselben Serie, an der das Gegen experiment ausgeführt worden war. Beim *Triton*-Labyrinth der Gegenseite ist die Pars basilaris noch weniger weit entwickelt und besitzt noch keine Deckmembran.

Es besteht zwischen der 14- und der 22 tägigen Larve ein bemerkenswerter Unterschied: Die 14 tägige besitzt noch ein normales *Bombinator*-Labyrinth und zeigt beim Aufstützen eine normale Haltung; bei der 22 tägigen aber hat das *Bombinator*-Labyrinth zu degenerieren begonnen, und das Tier kippt nach der Operationsseite. Dies legt den Gedanken nahe, dass in der 14 tägigen Larve das noch intakte fremde Labyrinth auch funktionell mitwirken könnte. Solchen klaren stehen aber auch unklare Fälle gegenüber, und es fehlt vorderhand noch eine grössere Zahl weiterer gleicher Versuchstiere, sowie an Kontrollarven mit einseitig ektomiertem Labyrinth. Vielleicht kann durch die genannten Experimente die Frage nach der funktionellen Einordnung des noch intakten xenoplastischen Labyrinths entschieden werden.



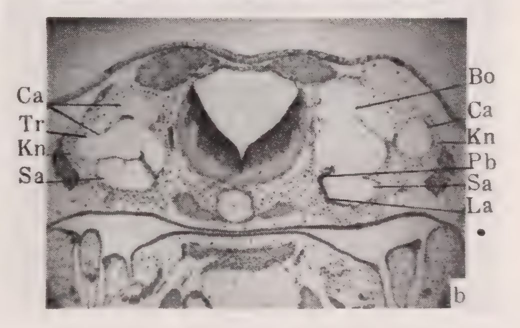


Abb. 4.
Querschnitte durch *Triton*-Larve A_3 der Serie XXIV.

a) Schnitt durch Bereich der seitlichen Ampullen (A). Beidseitig Nervenverbindung (N) mit der Crista lateralis (Cr). Im *Bombinator*-Labyrinth zerfallendes Epithel (Ze).

b) Schnitt durch hintere Labyrinthregion. Beim *Bombinator*-Labyrinth (Bo) im medial-hinteren Teil des Sacculus (Sa) Anlage von Lagena (La) und Pars basilaris (Pb). Kn = Labyrinthknorpel. Vergr. 30 ×.

Der Zerfall des epithelialen *Bombinator*-Labyrinths wurde bei 13 *Triton*-Larven verschiedenen Alters (15—67 Tage nach der Operation) beobachtet. Bei den älteren Stadien (25—67 Tage) ist das xenoplastische Labyrinthepithel vollständig phagozytiert.

Bombinator-Knorpel erhält sich länger. Er ist in vielen Fällen am Aufbau des Viszeralskeletts der *Triton*-Larven beteiligt. So befinden sich bei einer 25 tägigen *Triton*-Larve (BoA XXXIX A_1, Stad. 49 Glaesner) noch Teile von *Bombinator*-Knorpel in gutem Zustande und zeigen mehrere normale Mitosen. Selbst bei zwei Larven in der Vormetamorphose (57 u. 59 Tage) ist der fremde Knorpel noch teilweise gut erhalten.

Das xenoplastische Experiment zeigt uns, dass im embryonalen und frühlarvalen Stadium die entwicklungsphysiologischen Bedingungen der Ohrregion bei beiden Amphibienordnungen, die hier durch *Triton* und *Bombinator* vertreten werden, weitgehend ähnlich sein müssen. Daher kann sich eine Labyrinthanlage immer noch besser xenoplastisch am homologen Ort, als homoplastisch in einem anderen Körperbereich entwickeln. Während aber der epitheliale Teil des häutigen Labyrinths homoplastisch in einem fremden Körpebereich nach seiner mangelhaften Gestaltung später nicht der Degeneration anheimfällt (Sternberg 1924), ist dies bei orthotop-xenoplastischer Entwicklung (*Bombinator*-Labyrinth in *Triton*) in typischer Weise der Fall.

Nach dem Zerfall des xenoplastischen Anteils bleibt die vom Wirtsmesoderm gebildete Bindegewebekapsel zwar histologisch weitgehend intakt, kann aber die spätere Gestaltung nicht mehr normal mitmachen. Vielleicht ist damit die Möglichkeit zu einer weiteren Analyse der Frage gegeben, wie weit die spätere normale Gestaltung des knorpeligen Labyrinths von derjenigen des epithelialen Anteils abhängt.

ZITIERTE LITERATUR

1925. Glaesner, L. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolches.* G. Fischer, Jena.

1935. Holtfreter, J. *Über das Verhalten von Anurenektoderm in Urodelenkeimen.* Roux' Arch., 133.

1936. Spemann, H. *Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung.* J. Springer, Berlin.

1924. Sternberg, H. *Über Transplantation des Ohrbläschens bei Froschlarven.* Roux' Arch., 103.

N° 19. **M. Fischberg,** Zürich und Bern. — Über die Ausbildung des Geschlechts bei triploiden und einem haploiden *Triton alpestris* [1]. (Vorläufige Mitteilung.) Mit 4 Textabbildungen.

Zoologische Institute der Universitäten Zürich und Bern.

Setzt man nach der Methode von FANKHAUSER (1939) die Eier von *Triton alpestris* kurz nach der Befruchtung für 6—24 Stunden einer Temperatur von 0—1° C aus, so erhält man Larven mit anormalen Chromosomenzahlen. Ausser einheitlich haploiden, diploiden, triploiden und tetraploiden Molchen entstehen auch Arealkeime, die Bezirke mit verschiedenen Chromosomenzahlen besitzen (FISCHBERG 1944).

Da ein haploider und recht viele triploide Molche ein fortgeschrittenes Alter erreichten, ist es möglich zu untersuchen, ob die anormalen Chromosomenzahlen einen Einfluss auf die Geschlechtsausbildung ausüben.

1. AUSBILDUNG DES GESCHLECHTS BEI DIPLOIDEN *Triton alpestris*.

Die geschlechtliche Differenzierung diploider Alpenmolche setzt zu Beginn der Metamorphose ein. In diesem Stadium entwickeln sich ca. 50% der undifferenzierten Gonaden zu Ovarien. Etwas später lassen sich auch die Hoden von den undifferenzierten Gonaden unterscheiden. Wenn die Tritonen das Alter eines Jahres erreicht haben, kann man auch deutliche sexuelle Verschiedenheiten an den Geschlechtsleitern feststellen. Bei den Männchen sind die Müllerschen Gänge nur als fadenförmige Rudimente vorhanden. Die Wolffschen Gänge dagegen sind stark entwickelt und nehmen weiter an Grösse zu (Fig. 2*e'*). Bei den Weibchen vergrössern sich im Gegensatz dazu die Eileiter stark (Fig. 2*e*), während die Wolffschen Gänge als die relativ dünnen Harnleiter erhalten bleiben (in Fig. 2*e* nicht sichtbar, da von Müll. Gängen überdeckt).

---

[1] Den Herren Professoren Baltzer und Hadorn spreche ich meinen besten Dank aus für das Interesse, das sie meiner Arbeit entgegenbrachten.

Zur Zeit des verstärkten Wachstums der Wolffschen Gänge erhalten die Männchen ihr charakteristisches Hochzeitskleid, was sich vor allem durch einen von schwarzen Flecken unterbrochenen, hellen Rückenkamm und blaue Seitenstreifen äussert. Die Weibchen entsprechen in ihrem Äusseren ungefähr der undifferenzierten Jugendform. Die Geschlechtsreife der Alpenmolche wird im Alter von 1½—2½ Jahren erreicht.

2. Ausbildung des Geschlechts bei triploiden *Triton alpestris*.

In meinem Material fanden sich unter 27 triploiden Alpenmolchen im Alter von 8—33 Monaten 13 Tiere mit Hoden und 14 mit

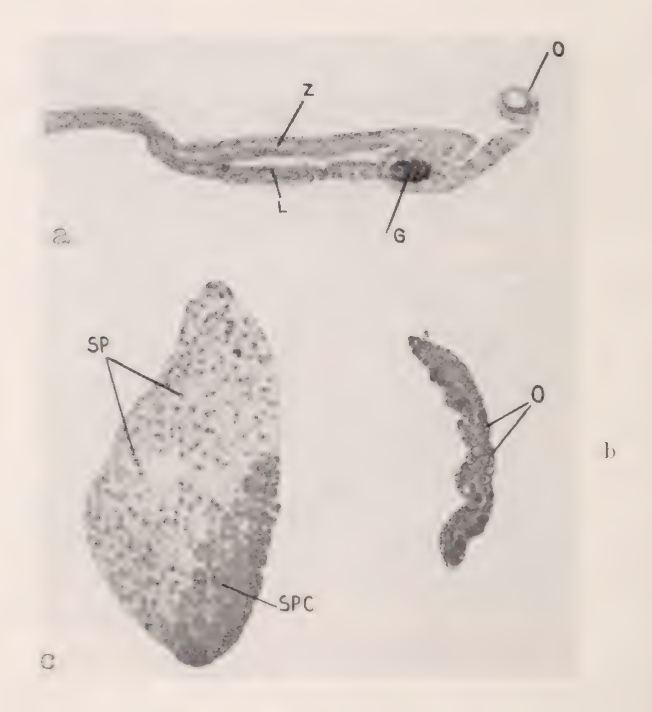


Abb. 1.

Längsschnitte durch Gonaden von *Triton alpestris*.

a) Ovar eines 33 Monate alten triploiden Tieres: L = Lumen, Z = germinative Zellen, O = Oocyte, G = Gelbkörper aus zersetzter Oocyte. *b*) Ovar eines 8 Monate alten diploiden Molches, gefüllt mit wachsenden Oocyten.

c) Hoden eines 2-jährigen triploiden *Triton*: Sp = reife Spermienbundel, Spc = Spermatocyten. Vergr. 13 ×.

Ovarien. Das normale Geschlechtsverhältnis ist also verwirklicht worden. Der äussere Habitus der Hodenträger ist nicht gleichartig. Die Mehrzahl be-

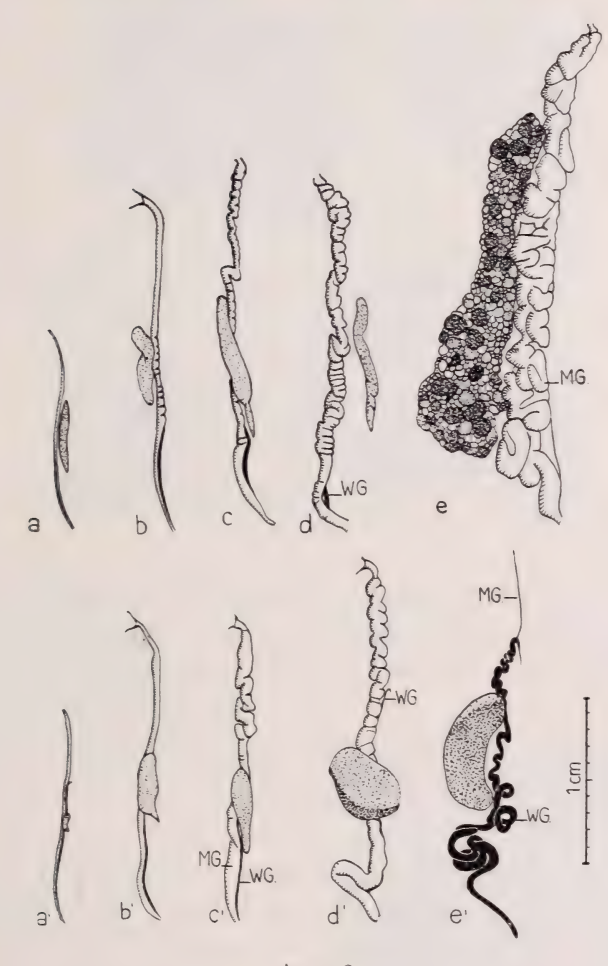


Abb. 2.

Situszeichnung der Gonaden und Geschlechtsgänge diploider und triploider *Triton alpestris*.

a-d) Entwicklungsreihe der linken Ovarien und Geschlechtsgänge triploider Weibchen. a = 10 Monate alt, b = 15 Monate, c = 20 Monate, d = 33 Monate. *e*) Adultes Kontrollweibchen. — *a'-d'*) Entwicklungsreihe der linken Hoden und Geschlechtsgänge triploider Intersexe; a' = 10 Monate, b' = 16 Monate, c' = 19 Monate, d' = 23 Monate. *e'*) Adultes Kontrollmännchen. (Schwarz = Wolffsche Gänge, WG; hell = Müllersche Gänge, MG).

sitzt ein normales männliches Hochzeitskleid, während bei den anderen gewisse männliche Merkmale, wie Rückenkamm oder blaues Seitenband, fehlen. Die Hoden all'dieser Tiere sind vollkommen normal; sie enthalten bei jungen Individuen Spermatocyten, bei älteren sogar reife Spermien (Fig. 1*c*). Die Müllerschen Gänge oder Eileiter weisen dagegen hochgradig weiblichen Typus auf (vergl. Fig. 3*c* mit 3*d*). Ihre Mächtigkeit nimmt, wie aus Fig. 2*a'*—*d'* ersichtlich ist, mit der Grösse und dem Reifezustand (Alter) der Hoden zu. Auch in den am schwächsten ausgeprägten Fällen sind die Eileiter bedeutend dicker als bei diploiden Männchen. Anderseits erreichen die Wolffschen Gänge der triploiden Hodentiere nicht die für diploide Männchen typische Grösse (vergl. Fig. 2*a'*—*d'* mit 2*e'* und Fig. 3*d* mit 3*c*). Auch die charakteristische Pigmentierung der Samenleiter konnte bei den Triploiden nie festgestellt werden. Ich betrachte diese Tiere als Intersexe.

Der äussere Habitus der Molche mit Ovarien ist mehr oder weniger normal weiblich. Die Gonaden zeigen das für die Ovarien typische Lumen, enthalten jedoch nur vereinzelte grosse Oocyten, die später zugrundegehen und nur noch als gelbkörperähnliche Bildungen nachweisbar sind. Die Eierstöcke bleiben nach Grösse (vergl. Fig. 2*d* mit 2*e*) und Entwicklungszustand (vergl. Fig. 1*a* mit 1*b*) weit hinter den normalen Verhältnissen zurück. Das Ovar eines dreijährigen triploiden Weibchens ist in der Entwicklung nicht weiter fortgeschritten, als die Gonaden von 1½-jährigen triploiden Tieren. Auf Grund dieser Befunde komme ich zu der Annahme, dass die Ovarien triploider Alpenmolche steril bleiben. Die Müllerschen Gänge sind in weiblicher Richtung entwickelt, erreichen aber nicht die für ablaichende diploide Tiere typische Mächtigkeit (Fig. 2*a*—*e*, Fig. 3*a* u. *b*). Die Wolffschen Gänge sind normal entwickelt.

Das Brunstverhalten der triploiden Tiere lässt sich folgendermassen umschreiben: die Individuen mit Ovarien verhalten sich neutral und werden weder von diploiden Männchen, noch von triploiden Intersexen beachtet. Die triploiden Intersexe im Hochzeitskleid verhalten sich wie normale Männchen, d. h. sie treiben mit diploiden Weibchen lebhafte Paarungsspiele. Interres-

santerweise werden sie selbst von ihresgleichen und von diploiden Männchen öfters wie Weibchen behandelt.

Abb. 3.

Querschnitte durch Geschlechtsgänge in Kloakengegend.

a) bei adultem Kontrollweibchen (nur MG auf Abb.); *b*) bei 33 Monate altem triploiden Weibchen; *c*) bei adultem Kontrollmännchen ausserhalb Fortpflanzungszeit (MG als fadenförmiges Rudiment von der Wandung des WG umschlossen); *d*) bei 23 Monate altem triploiden Intersex. MG = Müllersche Gänge, WG = Wolffsche Gänge. Vergr. 32 ×.

3. Ausbildung des Geschlechts bei einem haploiden *Triton alpestris*.

Mein einziger haploider *Triton alpestris*, der ein fortgeschrittenes Alter erreichte, — er wurde 290 Tage alt und starb während der bedeutend

Abb. 4.

Querschnitt durch Ovar des 290-tägigen haploiden *Triton alpestris*.

O = wachsende Oocyten. Vergr. 200 ×.

verspätet eingetretenen Metamorphose — entwickelte sich deutlich in weiblicher Richtung. Seine kleinen Ovarien sind mit heranwachsenden Oocyten gefüllt (Fig. 4). Er ist somit meines Erachtens normal weiblich differenziert.

4. Diskussion.

Fankhauser (1940) untersuchte als erster die Gonaden von Urodelen mit anormalen Chromosomenzahlen. Er stellte fest, dass bei jungen, eben geschlechtlich differenzierten triploiden amerikanischen Molchen *(Triturus viridescens)* die Hoden normal sind, während die Weibchen gehemmte Ovarien besitzen. Böök (1940) beschreibt die triploiden, normal entwickelten Hoden eines geschlechtsreifen *Triton taeniatus*- Männchens. Der einzige metamorphosierte haploide Molch wurde ebenfalls von Fankhauser (1938) beschrieben. Es handelt sich um ein merogonisches *Triton taeniatus*- Weibchen, das im Alter von 100 Tagen einging.

Mit diesen Befunden stimmen die meinen vollkommen überein. Nur haben Fankhauser und Böök ausser den Gonaden keine Geschlechtsmerkmale beachtet. So kamen sie zum Schluss, dass die triploiden Männchen als normal, die Tiere mit gehemmten Ovarien aber als Intersexe zu betrachten seien. Dies würde für Heterogametie der Weibchen sprechen. Da nun aber bei meinem in der Entwicklung weiter fortgeschrittenen Material deutlich wurde, dass bei *Triton alpestris* die Hodentiere intersexuelle Merkmale aufweisen, und die Weibchen total sterile Gonaden besitzen, muss die von Fankhauser und Böök diskutierte Möglichkeit neu überprüft werden. Eine theoretische Auswertung ist jedoch ausserordentlich schwierig, da sich vorläufig noch nicht entscheiden lässt, was auf genetische Faktoren zurückzuführen ist und welche rein entwicklungsphysiologischen Auswirkungen die Polyploidie nach sich zieht.

De Beaumont zeigte in den Jahren 1926—33, dass von den Gonaden Stoffe ausgehen, die auf die Geschlechtsleiter einwirken.

Der Hoden produziert ein Hormon, dass die Entwicklung der Wolffschen Gänge fördert, während es auf die Müllerschen Gänge keinen positiven Einfluss ausübt. Das Hormon der Ovarien hat eine dazu reziproke Wirkung. Bei den triploiden *Triton alpestris* mit Hoden konnte man die überraschende Feststellung machen, dass starke Müllersche Gänge entwickelt werden, deren Mächtigkeit mit der Grösse und dem Reifezustand der Hoden direkt korreliert.

5. Zusammenfassung.

1. Ein 290-tägiger haploider Alpenmolch entwickelte sich deutlich in weiblicher Richtung.
2. Von 27 untersuchten triploiden Tritonen, im Alter von 1—3 Jahren, zeigten 13 Tiere mit normalen Hoden intersexuelle Merkmale, wie starke Müllersche Gänge, unpigmentierte Samenleiter und z. T. unvollkommene Ausbildung anderer sekundärer Geschlechtsmerkmale. 14 Tiere wiesen sterile Ovarien auf, waren aber im übrigen normal in weiblicher Richtung entwickelt.
3. Obschon die oben angeführten Verhältnisse sehr für Homogametie der Weibchen sprechen, enthalten wir uns einer theoretischen Deutung, da einige Faktoren, die hierbei von Bedeutung sind, noch nicht genügend geklärt werden konnten.

LITERATUR

1922. Baltzer, F. *Über die Herstellung und Aufzucht eines haploiden* Triton taeniatus. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Bern.

1933. de Beaumont, J. *La différenciation sexuelle dans l'appareil urogénital du Triton et son déterminisme.* W. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 129.

1940. Böök, A. *Triploidy in Triton taeniatus Laur.* Hereditas, 1943.

1931. Mc Curdy, Harriet. *Development of the sex organs in* Triturus torosus. Am. J. Anat., vol. 47.

1938. Fankhauser, G. *Sex differentiation in a haploid salamander,* Triton taeniatus *Laur.* J. Exp. Zool., vol. 79.

1940. —— *Sex differentiation in triploid newts (Triturus viridescens).* Anat. Rec., vol. 77, No. 2.

1939. Fankhauser, G. and Griffiths, R. *Induction of triploidy and haploidy in the newt,* Triturus viridescens, *by cold treatment of unsegmented eggs.* Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A., 25.

1944. Fischberg, M. *Veränderungen der Chromosomenzahl bei Triton alpestris nach Kältebehandlung der Eier.* Rev. suisse de Zool., t. 51.

1936. Pariser, K. *El desarollo y la relación numérica entre los sexos en los híbridos interespecíficos obtenidos por fecundación artificial en el género Triton (Molge).* Revista Espaniola de Biol., t. V.

1943. Ponse, K. *Génotype et phénotype sexuel chez les Vertébrés.* 3. Jahresber. der Schweiz. Ges. f. Vererbungsforschung. Arch. Julius Klaus-Stiftung, Bd. XVIII.

1933. Witschi, E. *Studies in sex differentiation and sex determination in amphibians. VI. The nature of Bidder's organ in the toad.* Am. J. Anat., vol. 52.

1937. —— *Studies on sex differentiation and sex determination in amphibians. IX. Quantitative relationships in the induction of sex differentiation, and the problem of sex reversal in parabiotic salamanders.* J. Exp. Zool., v. 75.

Nº 20. **P. Steinmann,** Aarau. — Frühreife und Zwergwuchs bei Salmoniden.

Ein 1934 im Rhein bei Zurzach gefangener zweisömmeriger Lachs männlichen Geschlechts misst 17,1 cm und wurde als vollreifer Milchner erkannt, mit einem eigentümlichen, an die Hochzeitsfärbung der alten Lachse erinnernden Kleid. Ähnliche Erscheinungen sind nach Otterström auch anderwärts beobachtet worden, so in Nebenflüssen der Elbe und am Wener- und Ladogasee. Otterström selbst zeigte dem Referenten im Süsswasser aufgezogene „Teichlachse", die bei normaler, ja übernormaler Fruchtbarkeit auffällig klein blieben. Zwergwuchs bei Forellen und Saiblingen kennen wir aus verschiedenen schweizerischen Gewässern. Auch Coregonen neigen in einzelnen Seen zum Zwergwuchs. Dabei fallen folgende Beziehungen auf:

Die Frühreife hat ein verzögertes späteres Wachstum im Gefolge, sodass die normale Wachstumskurve deutlich abgesenkt erscheint. Als besondere Kennzeichen der verzwergten älteren

Fische ist eine gewisse Ähnlichkeit mit Jungtieren hervorzuheben, die sich unter anderm ausprägt in relativ grossem Kopf, grossen Augen, schlanker Gestalt, langen Flossen, deren Spitzen verlängert und geschwärzt erscheinen.

Wahrscheinlich wird es sich zeigen, dass die verschiedenen Kleinfelchen schweizerischer Seen, die bisher als Vertreter einer besondern Art (*Coregonus exiguus* Fatio) bezeichnet wurden, in Wirklichkeit Konvergenzerscheinungen sind, indem jede Zwergrasse von der jeweiligen Grossfelchenform des betreffenden Sees abstammt. Um diese Deutung sicher zu stellen, sind zur Zeit experimentelle Untersuchungen im Gang, einerseits an Zwergforellen, die schon im zweiten Lebensjahr volle Geschlechtsreife erreicht hatten, andererseits an Zwergfelchen des Alpnachersees, die gemeinsam mit unter gleichen Bedingungen erbrüteten Grossfelchen am Genfersee aufgezogen werden. Geplant sind ausserdem Experimente mit Hormonen, da das hier besprochene Phänomen vermutlich auf einem Antagonismus zwischen Wachstums- und Geschlechtshormonen beruht.

N° 21. **J. Koch**, Zürich. — Die Oenocyten von *Drosophila melanogaster*. Mit 3 Textabbildungen.

Zoologisch-vergl. Anatomisches Institut der Universität Zürich.[1]

Die Oenocyten sind Zellen ektodermaler Herkunft, die in den Abdomina der verschiedensten daraufhin untersuchten pterygoten Insekten gefunden wurden. Sie liegen in oder an der Hypodermis, frei in der Leibeshöhle oder in den Fettkörper eingesenkt und kommen sowohl einzeln wie auch zu Gruppen und Strängen vereinigt vor.

Bei *Drosophila* finden sich in der Larve und in der Imago Zellen, die zweifellos als Oenocyten anzusprechen sind. Es war

[1] Meinem Lehrer Herrn Prof. E. Hadorn danke ich für die Unterstützung, die er meiner Arbeit zukommen liess.

nun meine Aufgabe zu untersuchen, wie sich die Oenocyten in der Metamorphose verhalten. Vor allem interessierte die Frage, ob die larvalen Oenocyten überdauern und direkt in die Imago übergehen, oder ob die imaginalen Oenocyten selbständig aus eigenen Anlagen entstehen. Da über die Funktion dieser Zellen kaum etwas Sicheres bekannt ist, sollte die Untersuchung eine Grundlage bilden für physiologische Fragestellungen.

Die larvalen Oenocyten.

Lage: Die larvalen Oenocyten zeigen die für die Dipterenlarven charakteristische bilaterale und metamere Lagerung. Gruppen von durchschnittlich 6—7 Zellen finden sich in allen Abdominalsegmenten mit Ausnahme des letzten zu beiden Seiten im engen Raum zwischen den drei Dorsoventralmuskeln und der Hypodermis, an welcher sie durch Zellfortsätze befestigt sind. Jede dieser Gruppen wird durch einen besondern Tracheenast versorgt. (Abb. 1.)

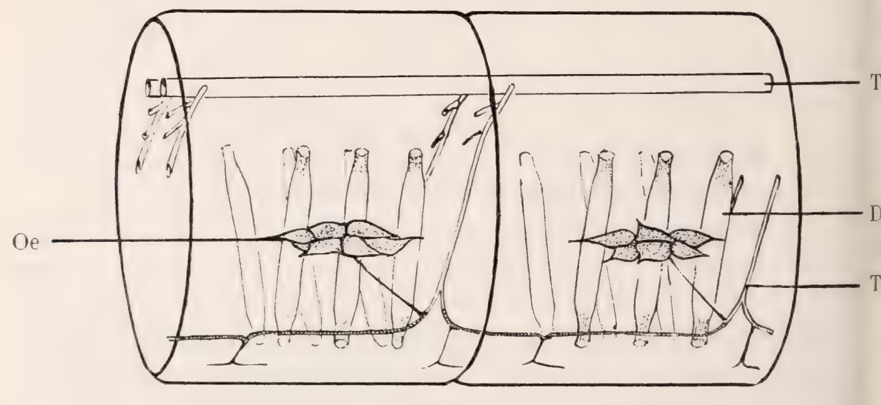


Abb. 1.

Schematische Wiedergabe zweier Abdominalsegmente einer *Drosophila*-Larve.

Dvm = Dorsoventralmuskeln.
Tlst = Tracheenlängsstamm.
Ta = Segmentaler Tracheenast.
Oe = Oenocytengruppe.

Cytologie: Bei der ausgewachsenen Larve beträgt der Zelldurchmesser etwa 80 μ. Die Zellform wird bestimmt durch die erwähnten Zellausläufer; das sind Fortsätze des Ektoplasmas,

mittels denen die Oenocyten an der Körperwand befestigt sind. Wie Beobachtungen am lebenden Tier zeigten, werden diese Plasmaarme bei den Kriechbewegungen der Larve gedehnt und verkürzen sich wieder elastisch. Unter sich sind die Oenocyten gegenseitig verklebt.

Ins Plasma sind gelbliche Granula eingelagert, deren Zahl im Laufe des Larvenlebens zunimmt. Der Kern ist regelmässig rund und misst 8—11 μ im Durchmesser.

Veränderungen während der Metamorphose: Wenn die ausgewachsene Larve an der Wand des Zuchtgefässes emporkriecht, wo dann die Puparisierung eintritt, beginnen sich die Zellen abzurunden und die Plasmafortsätze werden unansehlich. Die Granula verschwinden; sie scheinen sich aufzulösen. An ihrer Stelle findet man — wenigstens zeitweise — farblose nadelförmige Einschlüsse. Der Kernumriss wird unregelmässig.

Nach der Pupation werden die Oenocyten frei und gelangen vorerst gruppenweise zwischen die Fettzellen, die in diesem Stadium alle Zwischenräume zwischen den Organen ausfüllen. Der Zusammenhang mit der Trachee, die regelmässig zu den Oenocyten hinzieht, fällt dahin. Bis zum endgültigen Zerfall, der nach der ersten Halbzeit der Puppenruhe eintritt, machen sich weitere Änderungen in der Zellstruktur bemerkbar. Der Zellumriss wird unregelmässig und die Membran scheint stellenweise aufzubrechen. Das Plasma zeigt in den Schnittpräparaten Bereiche mit abweichender Färbbarkeit. Vor allem in Kernnähe erscheinen viele Vakuolen. Der Kern liegt peripher und zeigt ebenfalls einen unregelmässigen Umriss. Das Chromatin verklumpt.

Die imaginalen Oenocyten.

Herkunft: Die abdominale Hypodermis der Fliegen wird in der Metamorphose vollständig neu gebildet. Ausgangsmaterial der Histogenese sind besondere Primordien (Imaginalscheiben), die ihrerseits wieder hervorgehen aus Zellen, die in der Hypodermis der Larve liegen. Bei *Drosophila* sind es pro Segment je ein dorsales und ein ventrales Paar Imaginalscheiben, die seitlich auswachsen und an Stelle der larvalen Hypodermis treten. Zu diesen beiden

Paaren tritt in jedem Segment noch ein drittes Paar an der Stelle der künftigen Stigmen auf, das ebenfalls Zellmaterial für die neue Hypodermis liefert.

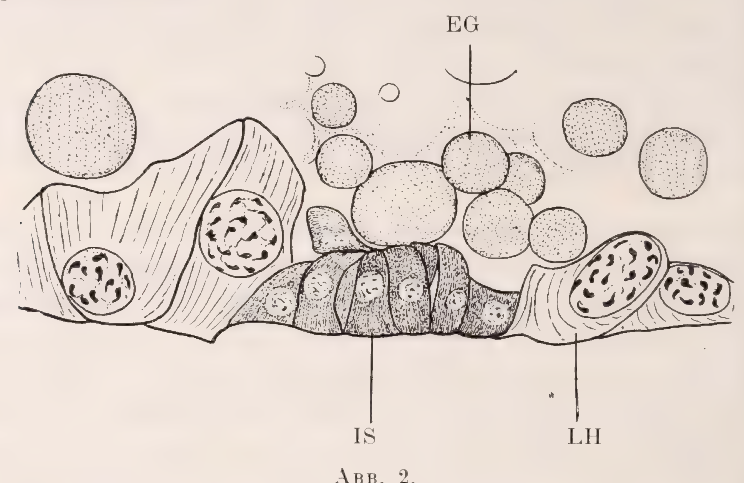


Abb. 2.

Schnitt durch eine Imaginalscheibe der abdominalen Hypodermis.

LH = Zellen der larvalen Hypodermis.
EG = Eiweissgranula aus larvalen Fettzellen.
IS = Imaginalscheibe; darüber eine Zelle die sich aus dem Verband gelöst hat und entweder zu einer Fettzelle oder zu einer Oenocyte wird. Vergr. 800.

Bevor die Imaginalscheiben sich mit ihren Rändern gegenseitig berühren, stellt man an ihrer Innenseite rundliche, in Teilung begriffene Zellen fest. Offenbar sind es dieselben Zellen, die in einem frühern Stadium aus dem Verband der Imaginalscheiben ausgetreten sind, wie es die Abbildung 2 zeigt. Diese Zellen beginnen sich in zwei verschiedenen Richtungen zu differenzieren. In den einen — den künftigen Fettzellen — treten reichlich Einschlüsse auf, wodurch sie an Volumen rasch zunehmen und die andern — die künftigen Oenocyten — bald an Grösse übertreffen. Letztere zeichnen sich durch ihr dichteres Plasma aus und weisen schon früh körnige Einschlüsse auf.

Anordnung: Aus den beiden Typen der abgelösten, subhypodermalen Zellen entstehen segmentale, auf der Ventralseite offene Zellgürtel. Sie setzen sich zusammen aus je einem vordern und

einem hintern Streifen von Fettzellen und einem mittleren Band, das ganz aus Oenocyten besteht (Abb. 3). Ausserdem finden sich in der ventralen Medianlinie kleinere Gruppen von Oenocyten und Fettzellen.

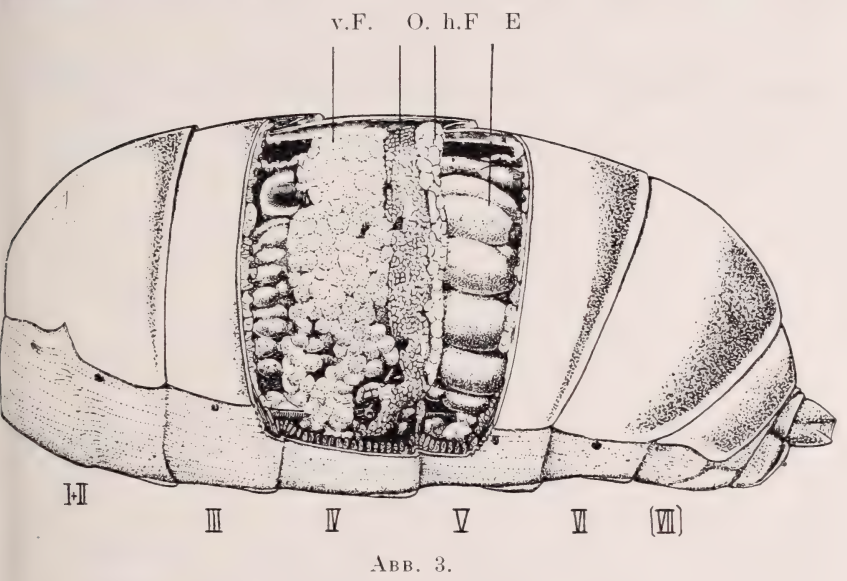


ABB. 3.

Abdomen von *Drosophila melanogaster* ♀.

Eröffnetes IV. Segment mit vorderem (v. F.) und hinterem (h. F.) Fettkörpergürtel. Dazwischen der Oenocytengürtel (O). I-VII: Adbominalsegmente. E: Eischläuche.

Cytologie: Die imaginalen Oenocyten sind bedeutend kleiner als die larvalen. Der mittlere Durchmesser beträgt rund 15 μ. Die im Plasma eingeschlossenen Granula sind ähnlich gefärbt wie jene in den larvalen Oenocyten.

Weder die larvalen noch die imaginalen Oenocyten haben injizierte Farbstoffe (Lithiumkarmin, Methylenblau, Trypanblau, Neutralrot) gespeichert.

ZUSAMMENFASSUNG.

Die Untersuchung über das Verhalten der Oenocyten in der Metamorphose hat gezeigt, dass die l a r v a l e n O e n o c y t e n d i e M e t a m o r p h o s e n i c h t ü b e r d a u e r n u n d

dass die imaginale Zellgeneration aus besondern Anlagen hervorgeht, die höchst wahrscheinlich identisch sind mit Teilen der Imaginalscheiben, von denen die Bildung der imaginalen Hypodermis ihren Ausgang nimmt.

Tome 52, n° 22. — Décembre 1945.

Biologische Studien an den Brustflossen junger Bachforellen *(Salmo fario)*

von

Karl SPRENGER

Basel.

Mit 7 Textabbildungen und 8 Tabellen.

INHALTSVERZEICHNIS

I. EINLEITUNG

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit einem Problem, das erst bei der Einordnung in einen grösseren entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang seinen wahren Umfang zeigt. Deshalb sei zuerst ein kurzer Überblick über die Entwicklungsgänge der Wirbeltiere *(Craniota)* vorausgeschickt.

Die primären Grossgruppen, die durch holoblastische Eier ausgezeichnet sind, haben als gruppentypische Norm eine indirekte Entwicklung mit Spätlarven und Metamorphose, wie sie auch den Acraniern eigen ist. Es sind dies die Cyclostomen, die sog. „Altfische" (mit typischen Larven die Dipnoer, mit Ausnahme von *Ceratodus*), *Polypterini*, Holostier und der klassische Fall der Amphibien.

Unter den sekundären, mit meroblastischen Eiern ausgestatteten Grossgruppen haben die Elasmobranchier und Amnioten durchwegs eine sekundäre direkte Entwicklung mit abhängigen Embryo-

nen (GEIGY und PORTMANN, 1941), also ohne eingeschaltete Larvenperiode. Theoretisch ist das Gleiche von den Teleostiern zu erwarten. Dies trifft auch für die grosse Mehrzahl dieser Fische zu. Doch gibt es daneben manche Teleostier, die typische Larvenbildungen zeigen. Am bekanntesten sind die *Leptocephalus*-Larven der Aale mit zusätzlich entwickelter Rumpfmuskulatur. Ähnliche Larven haben auch die Serrivomeriden. Beispiele von äusserlich sichtbaren Larvenbildungen sind u. a. noch die von einem Knorpelband gestützten Augenstiele von Idiacanthiden, die etwa 4- bis 5-fach körperlangen Bauchflossenfäden und die etwa körperlangen Schwanzflossenfäden von *Trachypterus*, der zweigförmige Dorsalanhang von *Fierasfer* (nach Abb. bei BEEBE (1934) und EHRENBAUM (1905)).

Aus dieser kurzen Betrachtung ergibt sich also, dass die Teleostier nicht ganz eindeutig dem Entwicklungstypus mit abhängiger direkter Entwicklung angehören, sondern dass bei ihnen auch eine Tendenz zur Ausbildung von transitorischen larvalen Merkmalen vorkommt. Daher ist die Möglichkeit nicht von vorneherein ausgeschlossen, selbst bei den Formen, die sich direkt entwickeln, auf Andeutungen von larvalen Erscheinungen zu stossen.

Einen solchen Anschein machen beim ersten Zusehen die Brustflossen und ihre Bewegungen bei der Gattung *Salmo* in der ersten Lebensperiode ausserhalb des Eies. Bei einer frisch geschlüpften Forelle oder einem ebensolchen Lachs fallen ausser dem mächtigen Dottersack vor allem die scheinbar so grossen und in ununterbrochener, rhythmischer Bewegung befindlichen Brustflossen auf, während die Bauchflossen erst als kleine, vollständig unauffällige Gebilde hinter dem Ansatz des Dottersackes vorhanden sind.

Da in der Literatur diese ununterbrochenen Brustflossenbewegungen der jungen Forellen und Lachse nur gelegentlich erwähnt sind, nirgends aber ihre weitere Entwicklung und ihre Biologie beschrieben sind (nur BABÁK (1912, 1921) weist auf ihre mögliche Bedeutung als Atemhilfsmechanismus hin), versuchte ich, durch entsprechende Beobachtungen, z. T. auch an anderen Fischarten, ein genaueres und durch experimentelle Daten und allgemeinere theoretische Betrachtungen ergänztes Bild dieses biologischen Phänomens zu entwerfen. Einen wichtigen Beitrag lieferten dazu auch Längenmessungen, die an den Brustflossen ausgeführt wurden, um deren Wachstum zu der so auffallenden

relativen Grösse zu bestimmen und es mit dem Wachstum der Bauchflossen zu vergleichen. Das Resultat zeigt übrigens wieder mit Deutlichkeit, dass in der Biologie auch Erscheinungen, die man mehr oder weniger qualitativ erfassen zu können glaubt, oft erst durch eine sorgfältige quantitative Analyse in ihrer wahren Form erkannt werden können.

Es ist mir eine Freude, auch an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Portmann, für die Anregung und die umsichtige Leitung dieser Arbeit und für die mannigfachen Ratschläge meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

II. MATERIAL

In erster Linie untersuchte ich Bachforellenbrut, da mir diese in mehreren Serien zur Verfügung stand, dann vor allem noch, wenn auch in weit geringerem Masse, Hechtbrut. Die Auswahl der übrigen zur Beobachtung gelangten Arten konnte fast nur auf gut Glück geschehen. Da ich bei diesen z.T. nur eine einzige Brutserie zur Verfügung hatte, und da die Tiere auch häufig durch Krankheiten, Schädigungen durch den Transport oder mangels genügend günstiger Zuchtbedingungen, die nicht vorher ausprobiert werden konnten, frühzeitig abstarben, konnten hier nur oberflächliche und sehr unvollständige Beobachtungen gemacht werden. Doch wirkte sich das nicht so störend aus, da es mir bei diesen Arten vor allen Dingen auf einen ersten allgemeinen Vergleich ankam.

Alle Bruten stammen aus künstlich befruchteten Eiern, die ich z.T. bald nach deren Befruchtung, z.T. erst in mehr oder weniger schlüpfreifem Zustand erhielt. Die nachfolgende kleine Tabelle gibt eine Übersicht über die Herkunft der Elternfische und über die Anzahl der zur Beobachtung gelangten Serien:

Bachforelle *(Salmo fario)*	Rhein und Wiese bei Basel	Mehrere Serien.
Regenbogenforelle *(Salmo irideus)*	Forellenzucht Brunnen	Eine Serie.
Lachs *(Salmo salar)*	Rhein bei Basel	Eine kleine Serie.
Seesaibling *(Salmo salvelinus)*	Sempachersee	Eine Serie (früh absterbend, Transportschädigung).
Äsche *(Thymallus thymallus)*	Rhein bei Neuhausen	Eine Serie.
Ballen (Felchen) *(Coregonus Suidteri ?)*	Sempachersee	Zwei Serien (beide früh abgestorben, Entwicklungsanomalien).

Hecht *(Esox lucius)*	Sempachersee	Wenige Serien.
Barsch *(Perca fluviatilis)*	Sempachersee	Eine Serie (rel. früh absterbend, ungenügende Zuchtbedingungen ?).
Barbe *(Barbus fluviatilis)*	Rhein bei Basel	Eine Serie (früh absterbend, Krankheit).

III. DIE BRUSTFLOSSENBEWEGUNGEN DER JUNGEN BACHFORELLEN

1. Methodisches.

Zur Lebendbeobachtung wurde meist ein Stativlupenbinokular mit fünffacher Vergrösserung benutzt. Die jungen Forellen befanden sich dabei in kleinen, schwach konischen Glasgefässen (Geleegläser) in einer Wassermenge von rund 100 cm^3. Beim Zählen der Frequenz ihrer rhythmischen Brustflossenbewegungen wurden die meist auf der Seite liegenden Tiere mit einer Sonde in Normalstellung gebracht und durch Anlegen zweier kleiner Steinchen an den Dottersack darin fixiert, da bei Seitenlage des Fischchens die Transparenz der Brustflossen das Auszählen ihrer Bewegungen sehr erschwert.

Bei der Frequenzbestimmung wurden die Brustflossenbewegungen meist 20—30 Sekunden lang gezählt. Um die relativ hohe Frequenz (Grössenordnung: 300—350 min^{-1} bei 15°) möglichst gut bestimmen zu können, zählte ich immer nur bis 10 (einsilbige Zahlen!) und machte nach jeder solchen Zehnerserie auf einem Papier einen Strich. Die erste Serie wurde dabei immer „leer" gezählt und auf „10" die Stoppuhr eingeschaltet, desgleichen wurde sie am Schluss wieder auf „10" der betreffenden Serie gestoppt, so dass beide Male die Bedingungen für die Betätigung der Stoppuhr gleich waren.

So war es möglich, Frequenzen bis zu etwa 450 min^{-1} zu bestimmen, ohne dass zu grosse Fehler zu befürchten waren, die neben der natürlichen Schwankungsbreite der Frequenz der Brustflossenbewegungen hätten stark ins Gewicht fallen können. Eine weitere Fehlerquelle bilden Unregelmässigkeiten in den Bewegungen, denen man beim schnellen Zählen nicht folgen kann. Täuschungsfehler infolge der Transparenz der Brustflossen wurden, wie oben schon erwähnt, durch Normalstellen der jungen Forellen möglichst vermieden. Alle Frequenzwerte werden als *Minutenfrequenzen in* min^{-1} angegeben.

Fast alle Beobachtungen wurden bei Temperaturen von 13—16° gemacht, die gerade noch im Behaglichkeitsbereich der kleinen Bachforellen liegen. Frequenzwerte wurden auf Grund der experi-

mentell bestimmten Temperaturabhängigkeit (p. 450 ff.) auf die einheitliche Temperatur von 15° umgerechnet (im Anschluss an ANDERSEN (1930)).

Die Altersangaben in Tagen sind durch teilweise Umrechnung alle auf eine einheitliche Zuchttemperatur von 8° C bezogen. Daneben wird in Klammern meist noch die Angabe in Tgr. (= Tagesgrade = Tage × Celsius-Grad) mitgegeben.

Für die geschlüpften Tiere gebe ich die Stadien in erster Linie mittels der Körperlänge an. Die jungen Bachforellen wurden nie gefüttert, hatten aber wohl in geringem Masse die Möglichkeit, gelegentlich ein kleines Krebschen etc. zu schnappen, was jedoch vor der Übergangsphase (s. p. 429) nicht vorkommt.

2. DIE BRUSTFLOSSENBEWEGUNGEN VOR DEM SCHLÜPFEN (IM EI UND BEIM HERAUSNEHMEN DES EMBRYOS AUS DEM EI).

An einer Brutserie wurden ebenfalls die Brustflossenbewegungen von Bachforellenembryonen vor dem Schlüpfen beobachtet, während die Hauptuntersuchungen an geschlüpften, bis etwa 1½ Monate alten Tieren gemacht wurden.

Nach LEGHISSA (1942) treten bis zu einer mittleren Länge von 9½ mm auch beim Herausnehmen des Embryos aus dem Ei keine Bewegungen der Brustflossen auf, auch nicht bei deren Reizung. Die Rumpfbewegungen selbst sind auf diesem Stadium schon ziemlich weit entwickelt. Erst bei einer Länge von 12 mm (Schwimmbewegungen = voll entwickelt) beobachtete der Autor Brustflossen- und auch Atembewegungen („Mit den Mund-, Schlund- und Opercularbewegungen beginnen gleichzeitig die sehr schnellen Brustflossenkontraktionen...“ (p. 674)). Auf Grund dieser Angaben begann ich vom 34. Bebrütungstag an (= ca. 265 Tgr. nach Befruchtung), d. h. etwa 17 Tage (= 135 Tgr.) vor dem Schlüpfen, einzelne Embryonen aus dem Ei zu nehmen.

Die ersten Brustflossenbewegungen im Ei selbst beobachtete ich am 37. Tag (= ca. 285 Tgr., Länge knapp 11 mm). Sie treten erst einzeln oder in kurzen Serien von wenigen (häufig 3—4) rhythmischen Bewegungen auf. Dazwischen liegen verschieden lange Pausen von 5—30 oder mehr Sekunden (bei 12—15°). Z. T. zeigen sich diese Bewegungen überhaupt nur, wenn das Ei herumbewegt oder leicht gedrückt worden ist. Vom 40. Tag an (= ca.

315 Tgr.) kann ein eigentlicher, nur noch gelegentlich unterbrochener Brustflossenrhythmus im Ei auftreten, wird aber bis zum Schlüpfen nur in einzelnen Fällen beobachtet. Häufiger wird der obige Modus der kleinen rhythmischen Bewegungsserien beibehalten.

In den letzten 5—6 Tagen (= 40—45 Tgr.) vor dem Schlüpfen konnte ich bei einigen Embryonen im Ei eigenartige, z. T. regelmässige Perioden in den Brustflossenbewegungen feststellen, in dem Sinn, dass in relativ gleichmässigen Abständen Bewegungen grösserer Amplitude und leicht erhöhter Frequenz mit Bewegungen kleinerer Amplitude und von etwas niederer Frequenz, oder aber rhythmische Bewegungen mit Stillstand abwechselten. Beispiel für die Grössenordnung (bei 15°):

Mittlere Frequenz des Brustflossenrhythmus selber	130 min^{-1}
Anzahl der Perioden pro Minute	17—20 min^{-1}

Die Herkunft dieser Perioden ist mir unbekannt und wurde auch nicht weiter verfolgt. Ausserhalb des Eies verschwinden sie sofort. Ob diese Periodenbildung in einer inneren Beziehung zu ähnlichen, bei den Hechten in einem bestimmten Stadium auftretenden Perioden, die hier im Rhythmus der Atembewegungen erfolgen (s. p. 465), steht, kann nicht gesagt werden, da im Ei keine Atembewegungen beobachtbar sind.

Aus dem Ei genommene Embryonen zeigen schon etwas früher als im Ei Bewegungen der Brustflossen, nämlich vom Alter von 33 Tagen (= ca. 265 Tgr.) an (höchstens 1—2 Tage früher). Die durchschnittliche Länge der Embryonen auf diesem Stadium beträgt knapp 10 mm.

Wird an diesem Tag ein Embryo aus dem Ei herausgeholt, so macht er oft heftig krümmende Rumpfbewegungen, die Brustflossen aber bleiben zunächst noch ruhig. Nach wenigen Minuten beginnen auch sie mit einzelnen, relativ langsamen Bewegungen, wobei die beiden Seiten noch wenig koordiniert sind, indem z. B. eine Brustflosse einmal allein schlägt, einmal beide synergistisch (statt alternierend); nur selten folgen wenige (1—3) Schläge alternierend. In diesem Stadium kann man hie und da auch schwache Bewegungen der Brustflossenfläche selbst infolge von

unrelmässigen Kontraktionen der verschiedenen Muskelfasergruppen beobachten.

Fünf Tage später (Alter von 38 Tagen = ca. 300 Tgr.) setzen 1—2 Minuten nach Befreiung aus dem Ei kleine Serien von rhythmischen, sofort beidseitig koordinierten, d. h. alternierenden Brustflossenbewegungen ein, die nach einer ungefähr gleich langen Zeitdauer in einen ununterbrochenen Rhythmus übergehen. Es treten auch einzelne schwache, aber deutliche Atembewegungen auf, die sich nur in grossen Abständen in der Grössenordnung von 1 Minute folgen. Auch in den darauffolgenden Tagen stehen die Brustflossen unmittelbar nach dem Herausnehmen des Embryos aus dem Ei still, selbst wenn sie vorher im Ei schon rhythmisch tätig waren, was vielleicht auf eine Schockwirkung durch den Milieuwechsel zurückzuführen ist. Nach diesem Stillstand setzen die rhythmischen Brustflossenschläge ein. Die Dauer dieser Pausen nimmt mit fortschreitender Entwicklung rasch ab, schliesslich (noch vor dem Zeitpunkt des natürlichen Schlüpfens) verschwinden sie. Die Brustflossenbewegungen können auch vorübergehend gehemmt werden, wenn der Embryo einmal eine kürzere oder längere Serie von rhythmischen Schwimmbewegungen (Schlängeln) „an Ort" ausführt. Dabei werden die Brustflossen an den Rumpf angelegt. Diese Hemmung überdauert kurz die Rumpfbewegungen.

Aus 7 kurzen Reihen von Frequenzmessungen, die ich vom 40. Tag an (= ca. 315 Tgr.), über die letzten 10 Tage vor dem Schlüpfen verteilt, vornahm, geht eindeutig hervor, dass der Brustflossenrhythmus im Ei nur etwa halb so schnell ist als nach einiger Zeit ausserhalb des Eies:

	Durchschnittliche Frequenz bei 15°
Im Ei oder unmittelbar nach Herausnahme des Embryos	rd. 140 min^{-1}
Nach mehr als 10 Minuten ausserhalb des Eies	rd. 300 min^{-1}

Der Endwert der Frequenz wird mit einer schätzungsweisen Beschleunigung von durchschnittlich 15 min^{-2}, also nach ca. 10 Minuten erreicht. Die gleiche Beobachtung machte ich auch an einem spontan schlüpfenden Tier (Zahlen oben inbegriffen).

Welche Faktoren für diesen grossen Unterschied der Brustflossenfrequenz im Ei und ausserhalb des Eies verantwortlich zu

machen sind, kann nicht gesagt werden. In diesem Zusammenhange sei noch auf einen Umstand aufmerksam gemacht, da er vielleicht in dem eben genannten Phänomen auch eine grosse Rolle spielt. Das ist die relative Enge des freien Raumes zwischen Keim und Eihülle, die dem Forellenembryo grösstenteils dicht anliegt. Dadurch sind die Brustflossen im Ei an der vollen Entfaltung ihrer Bewegungen gehindert.

3. Die Brustflossenbewegungen nach dem Schlüpfen.

Hinsichtlich der Entwicklung der Brustflossenbewegungen der Bachforellen nach dem Schlüpfen habe ich drei Phasen unterschieden (die Längen- und Altersangaben sind Durchschnittswerte):

A. Die 1. Phase (Länge der Tiere ca. 15—21 mm, Alter ca. 0—20 Tage (= 0—160 Tgr.)) ist ausgezeichnet durch einen ununterbrochenen Brustflossenrhythmus am ruhigen Tier, wie wir ihn teilweise schon von den künstlich aus dem Ei befreiten Embryonen her kennen. Prinzipiell gehören auch bereits diese Brustflossenbewegungen vor dem Schlüpfen zur 1. Phase, so dass sie also eigentlich bei 10—11 mm langen Embryonen beginnt. Wenn aber nichts Spezielles gesagt wird, soll im Folgenden „1. Phase" immer den Hauptteil der 1. Phase *nach* dem Schlüpfen bedeuten, da diesem vor allem unser Interesse gilt.

B. Die Übergangsphase (Länge der Tiere ca. 21—25 mm, Alter ca. 21—41 Tage (= 170—330 Tgr.)): Auch während dieser Phase gehen am völlig ruhigen Tier rhythmische Bewegungen der Brustflossen, wenn auch mit immer schwächerer Intensität, ununterbrochen weiter. Daneben aber beginnt sich schon der für die adulte Forelle typische Bewegungsmodus zu zeigen, indem nun diese Flossen in den allgemeinen Bewegungsapparat eingeschaltet werden.

C. In der 2. Phase (Länge der Tiere über 25 mm) treten nur noch in dessen Rahmen Bewegungen an den Brustflossen auf: beim völlig ruhigen Tier zeigen sie keinen Rhythmus mehr, im Gegensatz zur 1. Phase und zur Übergangsphase, wo auch bei

voller Ruhe des Tieres rhythmische Bewegungen der Brustflossen weitergehen.

Um diese letztgenannten von anderen Bewegungen, die sich ihnen überlagern können, begrifflich möglichst klar abzutrennen, sollen sie im Folgenden als „Ruherhythmus“ bezeichnet werden, wobei ich unter Ruhe Stillsein des Tieres bei Abwesenheit von irgend welchen Bewegungen der Rumpfmuskulatur verstehe.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit lag nur eine Untersuchung der 1. Phase und der Übergangsphase, da vor allem die 1. Phase das Auffallende und Besondere an den jungen Forellen darstellt, während die 2. Phase schon Adultcharakter hat.

Lage und Stellung der Brustflossen am Rumpf. — Da der Schultergürtel, an dem die Brustflossen inserieren, bei den Fischen den Abschluss der Kiemenregion bildet, sitzen sie äusserlich von ihrem Funktionsbeginn an umittelbar hinter der Kiemenöffnung. Obwohl sie seitlich am Rumpf auf dem Niveau des Übergangs in den Dottersack stehen, ist ihre Lage bei frisch geschlüpften Forellen infolge des grossen Umfanges des Dottersackes scheinbar stark dorsal.

Anfänglich sind die rundlichen und durch eine einheitliche, basale Skelettplatte gestützten Brustflossen nach hinten gerichtet und stehen im Mittel nur wenig vom Rumpfe ab. Mit der allmählichen Entwicklung der Flossenstrahlen in der 2. Hälfte der 1. Phase wächst der durchschnittliche Winkel zwischen Brustflossenfläche und Körper. Zugleich wandern die Flossen infolge der Resorption des Dottersackes langsam ventralwärts (dieser Vorgang wurde schon von Harrison (1895) beschrieben). Mit dieser Wanderung der Brustflossen geht auch eine langsame Stellungsänderung einher. Bei einer Körperlänge von ca. 20—21 mm bilden sie leicht gekrümmte Flächen, die so vom Rumpf abstehen, dass ihre distalen Enden ungefähr der Sagittalebene des Tieres parallel sind. Da die Resorption des Dottersackes auf diesem Stadium höchstens einen Drittel erreicht hat, stehen die Flossen noch seitlich. Sie werden dann mit fortschreitender Entwicklung weiter gedreht, so dass sie in der Übergangsphase bei 22—24 mm langen Tieren schräg nach oben vom Körper abstehen und ihre Flächen hauptsächlich nach hinten-oben schauen. Es ist dies die Zeit, wo eine Brustflosse in Ruhe dem Tier in schräger Lage als Stütze dient. Die Insertionsstelle ist schon weitgehend ventral.

Bei 24 und mehr mm langen Bachforellen sind die beiden Flossen, die eine entfernt dreieckige (abgerundete) Form angenommen haben, horizontal ausgebreitet und liegen in einer Ebene, die sich am besten als ventrale Tangentialebene des Körpers charakterisieren lässt. Vom Dottersack sind zunächst noch Reste vorhanden, die aber bald verschwinden. So können nun beim ruhenden Tier beide Flossen ihre Stützfunktion gemeinsam erfüllen (s. p. 437).

In der 2. Phase geht die Drehung der Vorderextremitäten vorerst noch etwas weiter, sodass sie auch in Ruhe ein wenig schräg nach unten gerichtet sind.

Amplitude des „Ruherhythmus" der Brustflossen. — In den ersten Tagen nach dem Schlüpfen ist die distale Fläche der Brustflosse zart und weich infolge Fehlens der Flossenstrahlen und sehr durchsichtig, so dass es sehr schwierig ist, eine bestimmte Aussage über die Amplitude des Rhythmus zu machen. Die Flossen scheinen beim normal liegenden Tier in dieser Zeit zwischen einer vom Rumpf halb abstehenden und einer diesem fast anliegenden Stellung hin und her zu schwingen. Erst bei einer Körperlänge von über 20 mm, wenn die Brustflossenfläche durch die sich entwickelnden Flossenstrahlen stabiler wird, wird es möglich, Veränderungen an der Amplitude der Bewegungen einigermassen festzustellen. Man beobachtet nun, dass die Amplitude des „Ruherhythmus" an der normal liegenden, jungen Bachforelle mit weiterer Entwicklung im Durchschnitt, wenn auch mit sehr grossen individuellen Unterschieden, schon am Ende der 1. Phase und dann besonders in der Übergangsphase allmählich abnimmt. So ist der „Ruherhythmus" schliesslich nur noch angedeutet und verschwindet bei Längen von über 25—25½ mm ganz, d. h. bei vollständiger Ruhe zeigt dann die Forelle (die dabei in Schwimmlage auf der Unterlage liegt) keine Brustflossenbewegungen mehr. Dies kennzeichnet den Beginn der 2. Phase.

Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen. — Die Frequenz, die sich im Laufe der Entwicklung ändert, wurde nicht an Einzeltieren zeitlich verfolgt, sondern ihre Änderung wurde statistisch durch Messungen an möglich vielen Individuen untersucht. Den Einzelzahlen, aus denen für die verschiedenen Stadien jeweils der Mittelwert gewonnen wurde, liegen je 3—5 Auszählungen an einem Tier zugrunde. Die allgemeine

Variationsbreite der Frequenz ist sehr gross und beträgt im Mittel 106 min^{-1}. Da aber die Extremwerte, aus denen sie berechnet wird, für die einzelnen Stadien nur zufälligen Charakter haben, wurde jeweils die Streuung oder mittlere quadratische Abweichung $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma d^2}{n-1}}$ ausgerechnet (d = Abweichung der Einzelwerte vom Mittelwert, n = Anzahl der Einzelwerte = Anzahl der gemes-

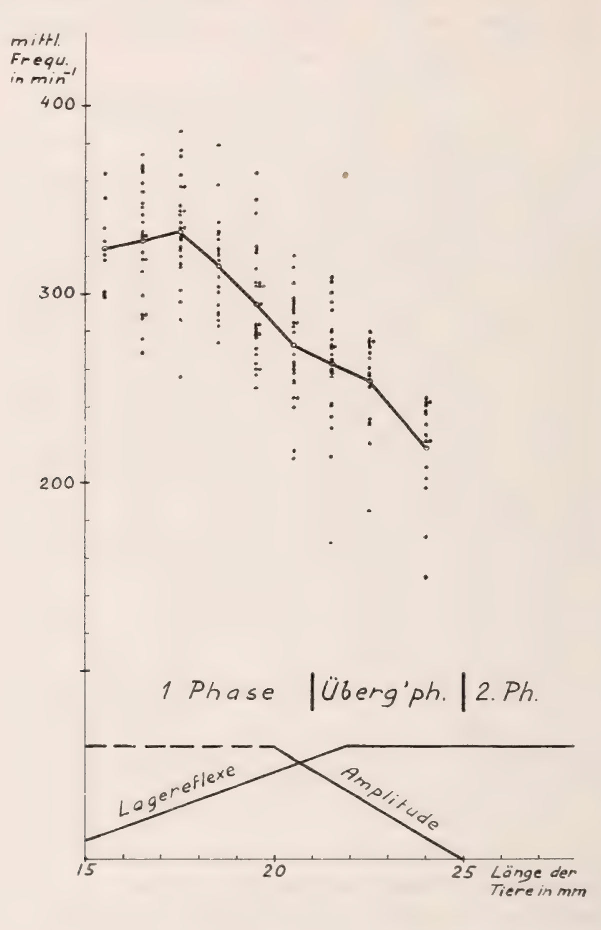


Abb. 1.

Oben: Änderung der Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen im Laufe der Entwicklung (Kurvenpunkte = Mittelwerte. Die übrigen Punkte zeigen die Verteilung der Einzelwerte).

Unten: Schema der entsprechenden Änderung der Amplitude und der Entwicklung der Lagereflexe.

TABELLE 1.

Änderung der Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen (bei 15°) im Laufe der Entwicklung während der ersten Phase und der Übergangsphase (Messungen bei 13—16°, die Werte auf 15° umgerechnet).

Stadium: Länge der Tiere in mm	Mittelwert	Streuung	Anzahl der gemessenen Tiere (*n*)
	der Frequenz in min^{-1}		
Erste Phase:			
15—16	**324**	21	11
16—17	**328**	29	27
17—18	**333**	29	26
18—19	**315**	26	21
19—20	**295**	29	28
20—21	**273**	28	26
Übergangsphase:			
21—22	**263**	31	25
22—23	**254**	24	19
23—25	**218**	28	15

senen Tiere). Diese gibt ein genaueres Mass für die wirkliche Variation der Frequenz. Die Streuung oszilliert zwischen 21 und 31 min^{-1} und beträgt im Durchschnitt 27 min^{-1} (s. Tab. 1).

Die individuelle Frequenzschwankung während eines grösseren Zeitintervalles wurde, wie gesagt, nicht berücksichtigt. Auch über die momentane individuelle Variationsbreite (d. h. innerhalb der kurzen Zeitdauer der 3—5 Messungen pro Individuum) kann nicht viel ausgesagt werden, da in ihrem Wert (Durchschnitt 15—20, Maximum ca. 50 min^{-1}) auch der Fehlerbereich der Messungen mitenthalten ist.

Wenn der für die 1. Phase typische ununterbrochene „Ruherhythmus" der Brustflossen wenige Minuten nach dem Schlüpfen seine volle Frequenz erreicht hat, beträgt diese bei 15—16 mm langen Tieren durchschnittlich 324 min^{-1}. Sie steigt mit zunehmender Körpergrösse noch unmerklich an bis zu einem Maximum bei 17—18 mm: 333 min^{-1}. Da die Streuung sehr gross ist, scheint dieser Anstieg nicht von Belang zu sein, so dass also die mittlere Frequenz von 15 bis 18 mm praktisch konstant bleibt. Dann fällt

sie mit dem weiteren Wachstum der jungen Bachforellen mehr oder weniger linear ab auf 218 min^{-1} bei 23—25 langen Tieren, mit einem durchschnittlichen Gefälle von — 17 min^{-1}/mm. Interessanterweise ist dabei das Produkt aus mittlerer Länge der Tiere und mittlerer Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen annähernd konstant, so dass also der durchschnittliche Frequenzabfall von 18 mm an der Theorie von der biologischen Ähnlichkeit entsprechend erfolgt (s. Abb. 1).

Von etwa 24 mm Körperlänge an wird der „Ruherhythmus" der Brustflossen immer undeutlicher und ist nicht mehr leicht zu zählen. Die Frequenz sinkt aber nicht auf Null ab, sondern der „Ruherhythmus" verschwindet bei 25—25½ mm infolge Nullwerdens der Amplitude.

Lagereflexe und Brustflossenbewegungen. — Wird ein adulter Fisch, oder in unserem Falle ein Bachforelle, die die 2. Phase ihrer Brustflossenbewegungen erreicht hat, um seine Längsachse leicht aus seiner Normalhaltung gedreht, so werden dadurch Lagereflexe ausgelöst, die u. a. die Stellung der Brustflossen ändern: die Flosse derjenigen Seite, nach der gedreht wird, wird abgespreizt, die andere auf der Gegenseite wird angelegt.

Diese Lagereflexe kann man in ersten Andeutungen schon bei der frisch geschlüpften Bachforelle beobachten: bei *starkem* Drehen des Tieres um seine Längsachse, und nur während der Bewegung selber, schwingt die Brustflosse der Drehseite mehr abgespreizt, diejenige der Gegenseite angelegt. Dies sind Änderungen, die über einfache passive Bewegungen (etwa infolge der Weichheit der Flossen) hinausgehen. Von diesen ersten Anfängen bei 15—16 mm Körperlänge an nimmt die Intensität dieser Lagereflexe im Durchschnitt mit dem Wachstum der Tiere allmählich zu, um zu Beginn der Übergangsphase bei ungefähr 22 mm Länge ihren vollen Entwicklungsgrad zu erreichen. Von da an treten bei der geringsten Abweichung aus der normalen Haltung, nicht nur während des Drehens wie in den ersten Tagen, die typischen kompensatorischen Brustflossenbewegungen auf. Daher kommt in der Übergangsphase der eigentliche, d. h. ungestörte, „Ruherhythmus" der Brustflossen nur noch bei in völliger Normalhaltung daliegenden Tieren vor.

Schon früh ist beim Drehen eines Tieres häufig auch eine gleichzeitige leichte Einkrümmung des Rumpfes auf die Drehseite

in zu beobachten, bei genügender Stärke des durch die Lageinderung verursachten Reizes sieht man ebenfalls rhythmische Schlängelbewegungen, die mehr oder weniger koordiniert mit den lann verstärkten statischen Brustflossenbewegungen ablaufen.

Der Wasserstrom, der durch den „Ruhehythmus" der Brustflossen erzeugt wird. — Sobald die Bachforelle geschlüpft ist, wird durch die ununterrochenen rhythmischen Bewegungen ihrer Brustflossen ein relativ räftiger Wasserstrom erzeugt. Mit einem Tropfen Tuschesuspenion oder Methylenblaulösung kann er leicht sichtbar gemacht verden: hinter der Brustflosse bilden sich dicht hintereinander gelagerte Farbstreifen (in Wirklichkeit -flächen) senkrecht zur Strömungsrichtung, die durch ihre Anordnung zugleich die rhythnische Erzeugung des Wasserstromes andeuten. So erkennt man, lass die Strömung von vorne kommend die Kiemenregion berührt md nach hinten zu ein kurzes Stück der Rumpfseiten und den orderen und mittleren Teil der oberen Dottersackfläche bestreicht, lie allgemein unter ihrer Hülle reichlich Blutgefässe enthält. Die Iauptströmung wird hingegen unter einem kleinen Winkel (Grösenordnung: 30°) vom Körper weggetrieben.

Dieser durch den „Ruherhythmus" erzeugte Wasserstrom, der ms hier allein interessiert, ändert sich im Laufe der Entwicklung n seiner Form nur wenig. Während der Hauptstrom beim (durch wei Steinchen) normal gestellten Tier in den ersten Tagen horiontal schräg nach aussen verläuft, richtet er sich mit der Zeit eicht nach unten, mehr die Dottersackseiten bestreichend. Seine Geschwindigkeit nimmt allmählich ab. Trotzdem seine Form elativ gleich bleibt, treten doch Änderungen in seiner Erzeugung uf: am Anfang wird er durch die mehr oder weniger gleichmässigen hythmischen Bewegungen der ganzen Brustflossenfläche angerieben; beim Flacherwerden der Stellung der Brustflossen geschieht lies durch ein Bewegungsgefälle auf der Flossenfläche selbst, lerart, dass der Vorderrand nur wenig bewegt wird, während die Iauptbewegung in der hinteren distalen Partie erfolgt.

Mit abnehmender Amplitude und Frequenz des „Ruherhythnus" vermindert sich natürlich auch die Intensität der Wassertrömung immer mehr. Mit zunehmender Dottersackresorption treicht sie gegen Ende der Übergangsphase beim normalliegenden

Tier immer mehr dem Boden entlang; dabei ist sie aber schon sehr schwach geworden.

Während der 1. Phase ist die Wasserströmung, wenn das Tier auf der Seite liegt, auf der unteren Seite meist stark abgeschwächt durch die Unterlage, die die Bewegungen der unteren Brustflosse teilweise einschränken und den Strom selbst abbremsen kann.

Die Brustflossenbewegungen im Rahmen des allgemeinen Verhaltens. — Frisch geschlüpfte Bachforellen sind in ihren ersten Lebenstagen ausserhalb des Eies wegen ihres mächtigen Dottersackes ziemlich hilflose Wesen. Meist liegen sie ruhig auf der Seite am Boden (auf körnigem oder kiesigem Untergrund z. T. auch in ± normaler oder schräger Lage). Daher fallen an diesen Tierchen um so mehr die ständigen rhythmischen Bewegungen der relativ grossen, zarten Brustflossen auf. Am deutlichsten sind sie sichtbar an Tieren, die in Normalhaltung daliegen. In Seitenlage kann es auch vorkommen, dass die obere Brustflosse nur unvollkommene Schwingungen macht, da sie infolge ihrer weichen Beschaffenheit mehr dem Rumpf anliegt. Von Zeit zu Zeit läuft auch eine Welle von wenigen rhythmischen Bewegungen über den Rumpf. Durch diese Tätigkeit werden oft die Brustflossen in ihren Bewegungen beeinflusst, indem sie dann mehr dem Rumpf angelegt werden und ihr Rhythmus nur mit kleiner Amplitude weitergeht; es kann auch zu einer kurzen Hemmung in angelegter Stellung kommen. Gelegentlich schwimmt ein Fischchen sehr unbeholfen eine kurze Strecke weit.

Nur in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen ist diese Hilflosigkeit so ausgesprochen, solange der Dottersack noch plump ist. Sie nimmt allmählich ab, wenn dieser eine länglichere Form angenommen hat, und die Lagereflexe intensiver werden. Mit 20 mm Länge (Alter: ca. 15 Tage (= 120 Tgr.)) ist das Schwimmen schon viel sicherer und häufiger geworden, und die Tiere wehren sich, wenn sie zur Ruhe kommen, anfangs mit entsprechenden statischen Rumpf- und Brustflossenbewegungen gegen das Umsinken, was ihnen aber auf glatter Unterlage nicht lange gelingt. Sie liegen dann wieder ruhig auf der Seite und machen nur gelegentlich einige rhythmische Rumpfbewegungen, während die Brustflossen ununterbrochen weiterschwingen. Im Zuchttrog drängen sich die Tiere schon früh in den dunkeln Ecken zusammen.

Aus Beschreibungen von Hein (1906) zu schliessen, ist dieser frühzeitige Beginn eines lebhafteren Verhaltens der Bachforellenbrut vielleicht durch die starken Störungen bei der Beobachtung und durch das Licht provoziert und scheint bei Dunkelzuchten und in der Natur nicht in diesem Masse die Norm zu sein.

Mit Beginn der Übergangsphase der Brustflossenbewegungen ändert sich das allgemeine Verhalten der etwa 21—22 mm langen Bachforellen grundlegend. Sie versuchen plötzlich aktiv Normalhaltung einzunehmen (mit „normal" soll auf allen Stadien die Lage oder Haltung des Tieres bezeichnet werden, die für den Adultfisch die normale Schwimmhaltung ist). Bei der Fixierung dieser zunächst noch unvollkommenen Normalhaltung der am Boden liegenden Tiere dienen die Brustflossen als Stützen, in der ersten Zeit jedoch nur eine der beiden, da der Dottersack, der noch nicht einmal ganz auf das halbe Volumen reduziert ist (nach Hein, 1906), die Benutzung beider verhindert. Durch die leicht schräge Stellung werden die jetzt vollentwickelten Lagereflexe ausgelöst, und die Brustflosse derjenigen Seite, nach der das Fischchen ein wenig geneigt ist, wird infolgedessen flach horizontal abgespreizt, wodurch sie zu einer wirksamen Stütze wird, die sich kräftig gegen die Unterlage stemmt. Zugleich sind ihre Bewegungen fast ganz gehemmt, während die Flosse der Gegenseite noch im üblichen „Ruherhythmus" mit kleiner Amplitude weiterschlägt.

Erst von einer Länge von 24 mm an werden beide Brustflossen als Stützen benützt. Der Dottersack ist bis auf Reste resorbiert, wodurch sie ganz auf die Ventralseite gerückt sind. Beide sind jetzt flach horizontal ausgebreitet und garantieren dadurch die vollständig normale Haltung des Tieres, wenn es ruhig am Boden liegt. Dies ist nur bei relativ stillem Wasser der Fall; bei bewegtem Wasser halten sich die Tiere durch entsprechende Bewegungen des Rumpfes, der Brust- und anderen Flossen frei schwebend. Auf diesem Stadium, nämlich gegen Ende der Übergangsphase, ist der Ruherhythmus nur noch schwach angedeutet und verschwindet bald ganz.

Mit dem Beginn der 2. Phase bei ca. 25 mm langen Bachforellen scheint das allgemeine Verhalten, wie die Brustflossenbewegungen, seinen endgültigen Charakter angenommen zu haben.

Brustflossenbewegungen und Schwimmen. — Am Anfang der 1. Phase werden die Brustflossen beim Schwim-

men häufig einfach angelegt. Wie und ob der Rhythmus dabei weitergeht, ist nicht genau zu sehen.

Die ersten Anzeichen einer Einbeziehung der Vorderextremitäten in den allgemeinen Bewegungsapparat scheinen darin zu bestehen, dass von einer Länge von ca. 20 mm an beim gelegentlichen Schwimmen der Tiere, so weit es überhaupt einigermassen abgeschätzt werden kann, eine weitgehende Übereinstimmung der Frequenzen und eine Koordinierung der Brustflossen- und der Schlängelbewegungen des Rumpfes auftritt.

Da die Forellen, bevor sie die normale Körperhaltung annehmen, nur gelegentlich und auch nachher in ruhigem Wasser nicht ausdauernd schwimmen, habe ich nur drei Zahlenpaare aus der Übergangsphase für die Frequenzen des „Ruherhythmus" der Brustflossen und der Schwimmbewegungen des Rumpfes:

Länge des Tieres	Frequenz des „Ruherhythmus" (Brustflossen)	Frequenz der Schwimm-bewegung (Rumpf)	(Temp. 15°)
22 mm	275 min^{-1}	272 min^{-1}	(langsames Schwimmen)
24 »	243 »	310 »	(lebhaftes Schwimmen)
25,5 »	208 »	309 »	

Wenn also die Brustflossen beim Schwimmen anscheinend im gleichen Rhythmus schlagen wie die Rumpfbewegungen, so wird am Anfang der Übergangsphase die Frequenz gegenüber dem „Ruherhythmus" kaum geändert, wird aber mit dem Sinken von dessen Frequenz immer mehr modifiziert durch ein „Einfangen" von Seiten der Rumpfbewegungen. In Wirklichkeit sind die Verhältnisse aber komplizierter. So ändern sich z. B. die Amplituden der beiden Bewegungen nicht einfach gleichsinnig.

Sobald die Forellen beginnen, aktiv Normalhaltung anzunehmen (zu Beginn der Übergangsphase), werden die Brustflossen schon vollständig in den Bewegungsapparat eingeschaltet, obwohl in Ruhe noch unabhängig rhythmische Bewegungen, der „Ruherhythmus", weitergehen. Diese können aber jederzeit abgelöst

	Erste Phase	Übergangs-phase	Zweite Phase
Körperlänge (mm)	ca. 15—21	ca. 21—25	25—...
Alter in Tagen (8°) in Tagesgraden	ca. 0— 20 0—160	ca. 21— 41 170—330	
„Ruherhythmus" (s. p. 430)	+	+	—
Lage der Brustflossen am Rumpf	seitlich	ventralwärts gerückt	ventral
Stellung der Brustflossen	± abstehend	schräg bis horizontal	horizontal bis schräg nach unten
Amplitude des „Ruherhythmus"	—	abnehmend	—
Frequenz des „Ruherhythmus"	1. Hälfte: ca. 330 min^{-1}, dann abnehmend	weiter abnehmend auf ca. 220 min^{-1}	—
Lagereflexe	sich entwickelnd	± voll entwickelt...	
Erzeugter Wasserstrom	rel. kräftig, gegen Ende abnehmend	schwächer, weiter abnehmend	—
Allgemeines Verhalten	Tiere meist ruhig, in beliebiger Lage	Tiere lebhafter, auch in Ruhe in Normalhaltung	± Adultverhalten
—	—	eine, dann beide Brustflossen als Stützen	
Einbeziehung der Brustflossen in den allgemeinen Bewegungsapparat	—	noch unvollständig	vollständig
Ernährungsphysiologischer Zustand der Tiere [1] (s. p. 460)	Dottersackperiode ohne Hunger	mit relativem Hunger	Dotter resorbiert, absoluter Hunger (Brut nicht gefüttert)

[1] Nach KRONFELD und SCHEMINSKY (1926).

werden durch Bewegungen, die unter der Kontrolle höherer Impulse stehen, wie sie auch schon früher durch Lagereflexe momentan modifiziert werden. Während die Amplitude des „Ruherhythmus" immer mehr vermindert wird, kann sie bei den Lokomotionsbewegungen der Brustflossen wieder alle Grössen annehmen, je nach den nervösen Impulsen aus den höheren Zentren.

Wenn die 2. Phase erreicht ist, führen die Brustflossen überhaupt nur noch im Rahmen des allgemeinen Bewegungssystems Bewegungen aus; beim ruhigen Tier stehen sie daher still.

Zusammenfassung: s. Übersichtstabelle über die wichtigsten Entwicklungsänderungen der Brustflossenbewegungen der Bachforelle nach deren Ausschlüpfen aus dem Ei, p. 439.

IV. EINIGE EXPERIMENTELLE DATEN

1. Wirkung von M.S. 222 auf die Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen.

(Experimentelle Abgrenzung der 1. Phase von der Übergangsphase.)

M.S. 222 ist ein Narkotikum für poikilotherme, aquatile Wirbeltiere und in Wasser gut löslich (Rothlin, 1932). Es ist das methansulfosaure Salz des m-Amino-benzoesäure-äthylesters (isomer zum Anästhesin) [1].

Auf Grund von Resultaten aus anderen Vorversuchen mit M.S. 222 versuchte ich, mit Hilfe dieses Narkotikums auch auf experimentlelem Weg die 1. Phase der Brustflossenbewegungen von der Übergangsphase abzugrenzen. Die Versuche wurden bei meist 13—15° durchgeführt. Zuerst wurde die Frequenz des „Ruherhythmus" in frischem Wasser ausgezählt, dann wurden den ca. 100 cm³ Wasser, in dem die junge Bachforelle sich befand, 4—5 Tropfen einer 1% Lösung von M.S. 222 zugefügt, und der Brustflossenrhythmus nach wenigstens 15 Minuten wieder ausge-

[1] Der Herstellerfirma, Sandoz A.-G., Basel, die der Zoologischen Anstalt Basel dieses Narkotikum in freundlicher Weise ständig zur Verfügung stellt, sei auch an dieser Stelle dafür bestens gedankt.

zählt (beide Male an dem durch zwei Steinchen normal gestellten Tier). Dieser Zusatz von M.S. 222 entspricht einer Konzentration von 0,025—0,03$^0/_{00}$ und lähmt die Brustflossenbewegungen noch nicht (minimale Lähmungskonzentration für die spontanen Brustflossenbewegungen ca. 0,04$^0/_{00}$). Pro Tier wurden meist je 5 Zählungen von je rund 20 Sekunden Dauer gemacht und daraus das Mittel genommen.

TABELLE 2.

Änderung der normalen Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen bei der jungen Bachforelle durch 0,025—0,03$^0/_{00}$ M.S. 222, angegeben als Differenz der Frequenzen in M.S. 222 und in frischem Wasser (normale Frequenzen s. Tab. 1, p. 433).

Stadium: Länge der Tiere in mm	Mittelwerte	Streuung	Anzahl der gemessenen Tiere (*n*)
	der Frequenzdifferenzen in min^{-1}		
Erste Phase:			
16—18	**— 4**	29	14
18—19	**15**	26	18
19—20	**31**	31	15
20—21	**54**	28	14
Übergangsphase:			
21—22	**19**	36	15
22—23	**15**	40	10
23—25	**45**	40	16

Wie aus den Zahlen der Tabelle 2 hervorgeht, findet im Durchschnitt meist ein Ansteigen der Frequenz des Brustflossenrhythmus bei Zusatz von M.S. 222 statt. Da dabei wieder keine Einzeltiere in der Entwicklung verfolgt wurden, handelt es sich auch um ein rein statistisches Verhalten, hinter dem sich grosse individuelle Unterschiede verbergen. Angesichts der Grösse dieser Streuung, die noch etwas grösser ist als diejenige der normalen Frequenzen (im Durchschnitt 33 min^{-1}, gegenüber 27), könnte man daran zweifeln, ob die Mittelwerte der Frequenzdifferenzen wirklich in erster Annäherung eine gewisse Gesetzmässigkeit ausdrücken. Doch scheinen zwei Sachverhalte dafür zu sprechen, dass dies

zutrifft und dass wirklich ein Entwicklungsvorgang in Form von bestimmten, vorläufig unbekannten nervenphysiologischen Veränderungen zugrunde liegt: 1. Es ist eine gewisse Parallelität zu ähnlichen Frequenzänderungen durch M.S. 222 bei den Atembewegungen festzustellen, die weiter unten besprochen werden sollen (p. 443 ff.). 2. Betrachtet man die Zahlenwerte für die mittleren Brustflossenfrequenzen in M.S. 222 selber, so beobachtet man einen auffallenden Sprung auf einem Entwicklungsstadium, wo ich auf Grund meiner Beobachtungen, unabbhängig von diesen

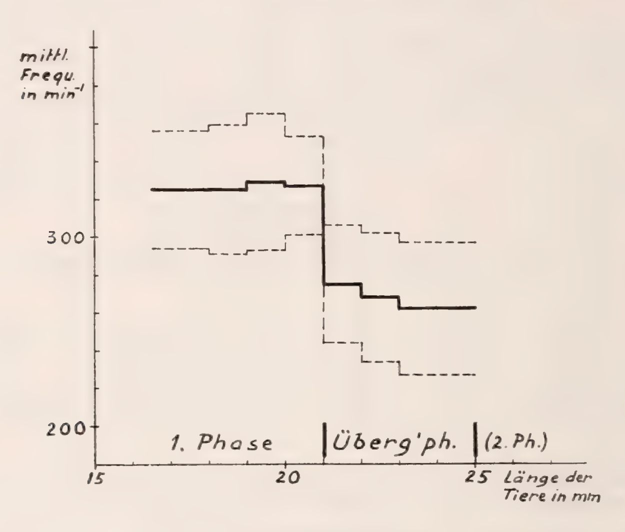


Abb. 2.

Mittlere Frequenz des Brustflossenrhythmus der jungen Bachforelle in 0,025—0,03‰ M.S. 222 bei 15° auf verschiedenen Entwicklungsstadien (die gestrichelten Linien geben die Streuung an).

Versuchen ungefähr das Ende der 1. Phase der Brustflossenbewegungen ansetzte. Tabelle 3 zeigt dies deutlich, ebenso das Kurvenbild der Abbildung 2 (bei diesem wurde ausnahmsweise eine andere Darstellung (Treppenkurve) gewählt, um das Wesentliche besser hervorzuheben).

In M.S. 222 zeigt sich also im statistischen Mittel zuerst ein Konstantbleiben der Frequenz bei ca. 325 min^{-1}, und zwar im Gegensatz zur normalen Frequenz (in frischem Wasser) bis zum Ende der 1. Phase, dann ein plötzliches Absinken auf einen nie-

TABELLE 3.

Brustflossenfrequenz der jungen Bachforelle in 0,025—0,03°/₀₀ M.S. 222 bei 15°.

Stadium: Länge der Tiere in mm	Mittelwerte der Frequenz in min⁻¹	Streuung der Frequenz in min⁻¹	Anzahl der gemessenen Tiere (*n*)
Erste Phase:			
16—18	**325**	31	14
18—19	**325**	34	18
19—20	**329**	36	15
20—21	**327**	26	14
Übergangsphase:			
21—22	**275**	31	15
22—23	**268**	34	10
23—25	**262**	35	16

deren Wert, ca. 270 min^{-1}, der während der ganzen Übergangsphase praktisch fast konstant bleibt, was auch wieder vom normalen Verhalten abweicht. Die spezielle Form dieses Verhaltens der Brustflossenfrequenz in M.S. 222 mag vielleicht etwas zufällig sein; doch gestattet sie eine quantitative Trennung von 1. Phase und Übergangsphase, wenn auch rein statistischer Art.

Vergleich mit dem Verhalten des Atemrhythmus bei Zusatz von M.S. 222. — Um die Änderung der Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen durch M.S. 222 besser beurteilen zu können, wurde — mit Ausnahme der ersten paar Versuche — zu den meist 5 Auszählungen der Brustflossenfrequenz auch 1 Auszählung der Atemfrequenz vorgenommen (hier sind Zählfehler und individuelle, momentane Frequenzvariation gering, so dass 1 Messung pro Tier genügt).

Zu den Werten der normalen Atemfrequenz (s. Tab. 4, letzte Kolonne) sei noch erwähnt, dass ich nur in frühen Stadien zwischen 15 und 19 mm mit zunehmender Länge der jungen Bachforelle ein Ansteigen der Atemfrequenz und dann bis 24 mm eine auffallende Konstanz feststellte, im Gegensatz zu ANDERSEN (1930), der ein weiteres Ansteigen mit zunehmender Länge der Tiere fand. Worauf

diese Diskrepanz zurückzuführen ist, ob z. B. auf Rassenunterschiede, ist mir unbekannt.

Die Frequenzänderungen der Atembewegungen durch M.S. 222 sind absolut genommen klein, wie Tabelle 4 zeigt. Vergleicht man diese Werte mit den entsprechenden beim Brustflossenrhythmus, so erscheint eine gewisse Parallelität zwischen den beiden Zahlenreihen. Diese Parallelität wird aber erst deutlicher, wenn man nicht die absoluten, sondern die relativen Werte der Differenzen, die ja allein biologisch sinnvoll sind, miteinander vergleicht. In diesem Fall sind die entsprechenden Zahlen z. T. sogar grössenordnungsmässig gleich gross (s. Abb. 3).

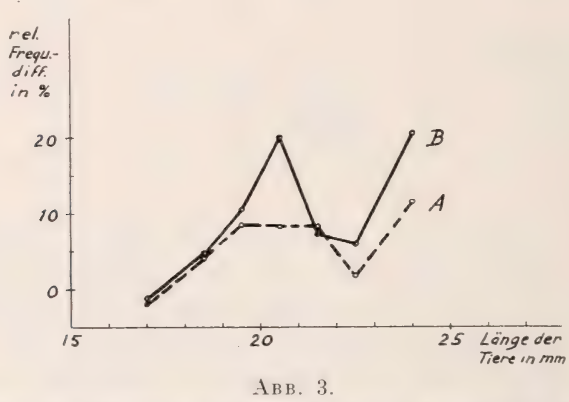


Abb. 3.

Vergleich des Brustflossen- und Atemrhythmus der jungen Bachforelle in Bezug auf ihre Frequenzänderung durch 0,025—0,03‰ M.S.222 auf verschiedenen Entwicklungsstadien: Vergleich der relativen Differenzen der mittleren Frequenzen in M.S.222 und frischem Wasser (A = Atem-, B = Brustflossenrhythmus).

Diese auffallende Ähnlichkeit in der Frequenzbeeinflussung der beiden Rhythmen durch M.S. 222 zeigt: 1. dass das betreffende Resultat am Brustflossenrhythmus keine Zufälligkeit sein kann, worauf schon oben hingewiesen worden ist, und 2. dass während der 1. Phase und der Übergangsphase, insbesondere in jenen Stadien, wo sich die beiden Phasen ablösen, sich ganz allgemein im Nervensystem bestimmte Entwicklungsvorgänge abspielen. Eine Stütze für diesen Schluss bieten wenige, nicht weiter verfolgte Narkose-Versuche mit M.S. 222: es wurde die minimale M.S. 222-Konzentration bestimmt, in der bei den jungen Bachforellen

Tabelle 4.

Änderung der normalen Frequenz der Atembewegungen der jungen Bachforelle durch 0,025—0,03°/₀₀ M.S. 222, angegeben als Differenz der Frequenz in M.S. 222 und frischem Wasser (normale Frequenzen in der letzten Kolonne).

Stadium: Länge der Tiere in mm	Mittelwerte der Frequenzdifferenzen in min^{-1}	Streuung der Frequenzdifferenzen in min^{-1}	Anzahl der gemessenen Tiere (n)	Mittelwerte der normalen Atemfrequenz
16—18	**— 2**	3	10	103
18—19	**5**	9	15	122
19—20	**10**	9	15	118
20—21	**10**	6	14	121
21—22	**10**	9	14	118
22—23	**2**	19	9	121
23—25	**14**	18	15	121

durch Kneifen der Schwanzflosse mit einer Pinzette keine Rumpfbewegungen mehr reflektorisch ausgelöst werden konnten. Diese Bestimmung war sehr unsicher in der 1. Phase der Brustflossenbewegungen, hingegen völlig eindeutig in der Übergangsphase (und 2. Phase), da erst hier die Reaktionen der narkotisierten Tiere eindeutig eintraten oder ausblieben.

Eine Interpretation der besprochenen M.S. 222-Versuche ist vorläufig unmöglich, da über die genaue Wirkungsweise dieses Kaltblüternarkotikums noch nichts bekannt ist.

2. Die Wirkung von CO_2 auf die Brustflossenfrequenz in der frühen 1. Phase (nach dem Schlüpfen).

Im Zusammenhang mit dem später zu diskutierenden Problem der möglichen Bedeutung der ununterbrochenen Brustflossenbewegungen der 1. Phase, speziell der ersten Tage nach dem Schlüpfen der Bachforellen, als Atemhilfseinrichtung, war es von Interesse zu wissen, ob die Frequenz des Brustflossenthythmus der

frühen 1. Phase durch CO_2 verändert würde, und in dieser Beziehung das Verhältnis zu den Atembewegungen zu kennen.

Bei dieser Art der Fragestellung war es nicht notwendig, mit bekannten CO_2-Konzentrationen zu arbeiten. Als grobes Mass dafür wurde die Erhöhung der Atemfrequenz genommen. Alle Versuche wurden als Einzelversuche gemacht, bei einer möglichst konstanten Temperatur zwischen 13 und 15°. Die junge Bachforelle befand sich jeweils in ca. 100 cm³ frischem, vorher während wenigen Minuten durchlüftetem Wasser. Zu den drei Frequenzzählung am Brustflossenrhythmus (mehr wurden nicht gemacht, um möglichst konstante Bedingungen während den Messungen zu haben) wurden jeweils noch zwei solche an den Atembewegungen ausgeführt, meist vor und nach jenen je eine. Dann wurden wenige Kubikcentimeter CO_2-haltiges Wasser hinzugegeben, das durch Durchperlenlassen von CO_2 aus einer Bombe gewonnen wurde. Wenn das Tier nicht zu unruhig wurde, wurde nach ½—1, sonst nach 3 oder selten wenig mehr Minuten die Brustflossenfrequenz wieder dreimal ausgezählt. Wieder wurde zweimal, meist am Anfang und am Schluss der anderen Zählungen, die Atemfrequenz bestimmt. Da es, wie früher erwähnt, sehr schwierig und z.T. fast unmöglich ist, in der frühen ersten Phase wegen der Zartheit und Transparenz der Brustflossen eine bestimmte Aussage über die Amplitude ihrer Bewegungen zu machen, wurde in diesen Versuchen die Amplitude nicht berücksichtigt (grosse Änderungen, die trotzdem hätten auffallen müssen, wurden keine beobachtet).

Die Versuche umfassen die Stadien der ersten Hälfte der 1. Phase, d. h. von 15—18 mm Körperlänge, die Zeitspanne also, wo der „Ruherhythmus" der Brustflossen ziemlich ungestört ist und eine mittlere Frequenz von rund 330 min^{-1} bei 15° hat.

Vorversuche mit ausgekochtem Wasser (statt CO_2) ergaben, dass trotz Frequenzanstieg der Atembewegungen die Frequenz des Brustflossenrhythmus nur unwesentlich erhöht wurde: im Mittel um 2% (= 6 min^{-1}) gegenüber 10% (= 8 min^{-1}) beim Atemrhythmus. Ähnlich war dann auch das Resultat mit CO_2.

Was zunächst die Atembewegungen anbetrifft, so zeigen sie in frischem durchlüftetem Wasser zwischen den beiden Messungen, die vielleicht etwa 2—3 Minuten auseinander lagen, meist nur geringe Unterschiede von 0 bis ± 5 min^{-1} (durchschnittliche Frequenz: 85—105 min^{-1}); bei CO_2-Zugabe hingegen sind die beiden Frequenzwerte häufig sehr verschieden, indem die erste Zahl im allgemeinen zunächst einen mehr oder weniger starken Frequenzanstieg anzeigt, während die zweite um 1—20 min^{-1} fast immer

unter der ersten liegt, so dass sie hie und da wieder in die gleiche Grössenordnung wie im frischen Wasser, seltener darunter, kommt. Trotzdem wurde auch hier das Mittel aus den beiden Werten genommen, was vielleicht nicht ganz zulässig ist, für unsere Zwecke aber genügt. Immer nimmt die Amplitude der Atembewegungen, die in frischem Wasser im allgemeinen klein und wechselnd ist, bei CO_2-Zusatz stark zu, so dass nun ein wirksamer Atemstrom auftritt. Der Rhythmus selber wird dabei häufig regelmässiger. Da die Atemfrequenz mit dem Wachstum der Tiere zwischen 15 und 18 mm Körperlänge im Mittel allmählich von 85 auf 105 min^{-1} (bei 15°) ansteigt und zudem ihr Frequenzbereich sehr gross ist (ca. 55—145 min^{-1}), gebe ich die Differenzen ihrer Werte in frischem durchlüftetem Wasser und CO_2-haltigem Wasser als relative Werte in Prozent der Frequenz in frischem Wasser an. In 7 der 59 Versuche war diese Differenz negativ. In den übrigen verteilt sie sich zwischen 0 und 45%, mit abnehmender Häufigkeit gegen die höheren Werte hin (s. Tab. 5).

Die Variationsbreite der Frequenz des Brustflossenrhythmus ist wegen ihres Konstantbleibens in den hier untersuchten Stadien, relativ genommen, viel kleiner: sie beträgt dann ca. $^1/_3$, bezogen auf den Mittelwert der Frequenz (330 min^{-1}), gegenüber fast 1 bei den Atembewegungen. Neben dem absoluten Werte der Differenz der Frequenzen bei CO_2-Zugabe und in frischem Wasser wurde aber in Tabelle 5 dennoch auch der relative angegeben.

Diese Zahlen verteilen sich ähnlich wie in den M.S. 222-Versuchen über einen (hier etwas kleineren) Bereich von positiven und negativen Werten, so dass das Ergebnis ein rein statistisches ist. Die Beeinflussung der Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen der 1. Phase durch CO_2 ist eine minime: in den 36 Versuchen, in denen die Atemfrequenz um 5—30% (Mittel 14%) erhöht wurde, trat im Durchschnitt nur eine Frequenzerhöhung um 8 min^{-1} (= 2½%) ein. Wie die Tabelle 5 zeigt, scheint eine gewisse statistische Abhängigkeit der durchschnittlichen Differenzen der Brustflossenfrequenz von den Differenzen der Atemfrequenz vorhanden zu sein. Aber eine Parallelität zwischen den beiden Rhythmen, wie sie in den M.S. 222-Versuchen zu Tage trat, liegt bei der Frequenzbeeinflussung durch CO_2 in keiner Weise vor, sie verhalten sich im Gegenteil ganz verschieden. Dies ist ein wichtiges Resultat. Es zeigt also, dass im Durchschnitt p r a k -

tisch keine Frequenzregulierung beim Brustflossenrhythmus nach CO_2-Zugabe erfolgt. Die geringe Frequenzerhöhung ist wohl eher als ein Symptom der leichten allgemeinen Unruhe aufzufassen.

Tabelle 5.

Änderung der Frequenz des „Ruherhythmus“ der Brustflossen durch CO_2-Zusatz, in Abhängigkeit von der Änderung der Atemfrequenz, bei 15—18 mm langen Bachforellen.

Anzahl der gemessenen Tiere (*n*)	Differenz der Atemfrequenz in %	Differenzen der Brustflossenfrequenz Mittelwerte		
		in min^{-1}	in %	Streuung in min^{-1}
7	— 10— 0	— 4	— 1	20
9	0— 5	1	0	7
14	5—10	9	3	15
12	10—15	11	3½	9
10	15—25	4	1	10
7	25—45	0	0	18
36	5—30 (14)	8	2½	12

Es sei noch eine Bemerkung zum allgemeinen Verhalten der Tiere nach CO_2-Zugabe gemacht. Sie werden meist mehr oder weniger unruhig, indem sie z. B. häufiger und heftiger herumschwimmen oder gelegentlich heftige krümmende Bewegungen ausführen, wie überhaupt die Körperbewegungen im allgemeinen weniger ausgeglichen sind, alles Zeichen einer gesteigerten motorischen Aktivität.

3. Temperaturabhängigkeit der Frequenz des „Ruherhythmus“ der Brustflossen.

Da die Frequenz des „Ruherhythmus“ der Brustflossen bei den jungen Bachforellen nach anfänglicher durchschnittlicher Konstanz von der Mitte der 1. Phase an mit zunehmender Entwicklung im Mittel langsam abnimmt, stellte sich die Frage, wie sich dies auf

ihre Temperaturabhängigkeit auswirkt. Entsprechende Versuche wurden an 26 Tieren durchgeführt, die sich, wie folgt, verteilen:

	Anzahl der Tiere	Stadium	Längen den Tiere in mm
I	10	± frühe erste Phase	14½—15 und 17½—18 (— 19)
II	8	Ende der ersten Phase	20 —21½
III	8	Übergangsphase	22½—23½

Das Versuchstier befand sich wie bei den früheren Beobachtungen jeweils in ca. 100 cm³ frischem Wasser in einem schwach konischen Glasgefäss (Geleeglas). Die Brustflossenfrequenz wurde an dem durch zwei Steinchen normal gestellten Tier ausgezählt. Die Thermometerkugel wurde immer möglichst unmittelbar neben das Tier gebracht. Der Verlauf der im allgemeinen 1½—2½ Stunden dauernden Versuche war kurz folgender:

Abkühlen auf 0° oder wenig darunter durch Einstellen des Beobachtungsgefässes in eine Eis-Kochsalz-Mischung. Beginn des Auszählens der Brustflossenfrequenz. Langsames Erwärmen, zunächst bis gegen 10° an der Luft, dann bis nahezu 30° in den meisten Fällen durch Einstellen in ein Wasserbad auf einer kleinen elektrischen Kochplatte, die von Zeit zu Zeit für eine kurze Dauer eingeschaltet wurde (nach Ausschalten wirkte sie als Wärmespeicher und erzeugte so ein langsames, relativ gleichmässiges Ansteigen der Temperatur im Gefäss).

Interessant ist eine allgemeine Beobachtung über das Gesamtverhalten der jungen Bachforellen gegenüber Temperaturen bei oder leicht über der oberen Temperaturgrenze für Atem- und Brustflossenbewegungen (s. weiter unten). Hier fällt ein Unterschied zwischen dem Stadium I und den Stadien II und III auf: Beim Abkühlen erwachen die Tiere I alle wieder ohne sichtbare Schädigung aus ihrer Wärmestarre, die durchschnittlich gegen 28° hin eingetreten ist, während die Tiere II und III regelmässig absterben. Es ist möglich, dass die Ursache hierfür Sauerstoffmangel infolge Stillstandes der Atembewegungen ist, da ähnliche Beobachtungen auch bei M.S. 222-Narkosen gemacht wurden.

Wegen der grossen Streuung der Brustflossenfrequenz (s. Tab. 1, p. 433) und da zudem die Messungen bei den zwei letzten Gruppen (II und III) gelegentlich durch Unruhe der Tiere gestört oder verunmöglicht wurde, durften von vorneherein nicht zu viele Einzelheiten erwartet werden. Diese Versuche deshalb auf eine viel grössere Anzahl von Tieren auszudehnen, lag aber nicht im Sinne dieser Arbeit. Es interessierte vor allem einerseits der Vergleich der wesentlichen Züge der Temperaturabhängigkeit auf den drei gewählten Stadien, andererseits ein ebensolcher Vergleich

mit den entsprechenden Ergebnissen von ANDERSEN (1930) an den Atembewegungen junger Bachforellen von 20 mm Länge.

Temperaturgrenzen des Brustflossenrhythmus. — Allgemein konnte nach unten keine eigentliche Temperaturgrenze festgestellt werden, da in einigen Fällen Stillstand der Brustflossen erst durch mechanische Hemmung infolge Eisbildung eintrat, sonst aber die Flossen auch bei 0° oder in leicht unterkühltem Wasser weiterschlugen, wenn auch z. T. nur noch unsicher und unregelmässig, was auf gewisse vorübergehende Schädigungen schliessen lässt. Ein Vergleich der drei Stadien scheint zu zeigen, dass, je älter die Tiere sind, umso eher solche Schädigungen auftreten können. Stillstand der Atembewegungen fand ANDERSEN (1930) bei 20 mm langen Forellen bei ½°. Bei jüngeren Tieren konnte ich auch bei 0° oder wenig darunter noch einzelne sehr schwache Atembewegungen beobachten.

Nach oben stehen die Brustflossen im Durchschnitt bei wenig über 27° still: I: 27°,2; II: 27°,5; III: 27°,7. Diese Unterschiede scheinen kaum grosse Bedeutung zu haben. Auch für die Atembewegungen ist die obere Temperaturgrenze bei 20 mm langen Bachforellen 27°,6 (ANDERSEN). Was nun aber beim Brustflossenrhythmus vollständig anders ist als bei jenen, ist die Art, wie der Stillstand eintritt. Bei den Atembewegungen sinkt die Frequenz von ca. 25° an mit weiter zunehmender Temperatur ziemlich schnell ab. Dies wird bei den Brustflossen nie beobachtet: Im Stadium I (= frühe 1. Phase) treten von durchschnittlich 26°,2 an Unterbrüche im Rhythmus auf, die mit weiter steigender Temperatur an Häufigkeit und Länge zunehmen. Es bleiben dann nur noch mehr oder weniger kurze Serien von rhythmischen Bewegungen, die (entgegen der Angabe von BABÁK (1912, p. 370)) ohne vorherigen beobachtbaren Frequenzabfall — Zählungen sind hier natürliche unmöglich geworden — z. T. durch Nullwerden der Amplitude schliesslich bei durchschnittlich 27°,2 aufhören. Bei den zwei folgenden Stadien (II = Ende der 1. Phase, III = Übergangsphase) hören die Brustflossenbewegungen in erster Linie durch Abnehmen der Amplitude auf Null auf; die Grössenordnung der Frequenz wird auch hier bis zuletzt beibehalten.

Die Brustflossenfrequenz als Funktion der Temperatur. — Die Punkte der Temperaturab-

hängigkeitskurven der Abbildung 4 wurden durch doppelte Mittelwert-Bildung erhalten:

1. Bei den Einzelkurven (die hier nicht abgebildet sind) aus den in wechselnder Anzahl vorhandenen Werten innerhalb gleicher Temperaturintervalle von 1° (n,0—n,9).

2. Bei den drei Gesamtkurven aus den Mittelwerten von 1.

Fehlte in den Einzelkurven ein Punkt, was gelegentlich, besonders bei höheren Temperaturwerten, vorkommt (Auszählen der Frequenz durch Unruhe des Tieres gestört), so wurde er, wenn es möglich war, für die Mittelwertbildung der Gesamtkurve durch einen aus den benachbarten Werten interpolierten ersetzt. Brach hingegen eine Einzelkurve infolge Fehlens von Messungen vorzeitig ab, wurde nicht extrapoliert, sondern die Gesamtkurve nur aus den übrigbleibenden Einzelkurven berechnet. Ganz allgemein liegen den Punkten der Einzelkurven je eine verschiedene Anzahl von Messwerten (ca. 1—5) zugrunde, z. T. durch verschieden schnellen Temperaturanstieg, z. T. durch Störung der Frequenzauszählung bei Unruhe der Tiere bedingt.

Die für die drei Stadien so gewonnenen Mittelkurven geben wieder ein rein statistisches Bild der Verhältnisse, was zu weitgehende Schlüsse verbietet, dies schon besonders deshalb, weil ihre Punkte infolge der verschiedenen Anzahl der ihr zugrunde liegenden Messwerte verschiedene Sicherheit haben. Dies gleicht sich zwar im Gesamtbild wieder aus.

Zu den drei Kurven der Abbildung 4 sei Folgendes bemerkt:

I. ± frühe 1. Phase: Die Mittelkurve der 10 Einzelversuche ist im grossen und ganzen eine relativ regelmässige S-Kurve. Dass der Mittelwert bei 15° über dem früher angegeben Wert liegt, hat vielleicht seinen Grund in einer zufälligen, einseitigen Auslese. Die individuellen Kurven bilden weniger eine Schar von zueinander parellelen, als vielmehr ein mehr oder weniger gleichmässiges Band von sich oft überkreuzenden Kurven (als Folge der Schwankungen und Messfehler). Die Breite dieses Bandes in bezug auf eine konstante Temperatur, also die Variationsbreite der Frequenz beträgt durchschnittlich 73 min^{-1} (kleiner als die früher angegebene (106)) ohne grosse regionale Unterschiede. Der

Temperaturkoeffizient, das Q_{10} liegt immer weit unter 2 und nimmt im Mittel mit steigender Temperatur stetig ab (s. Abb. 4 unten).

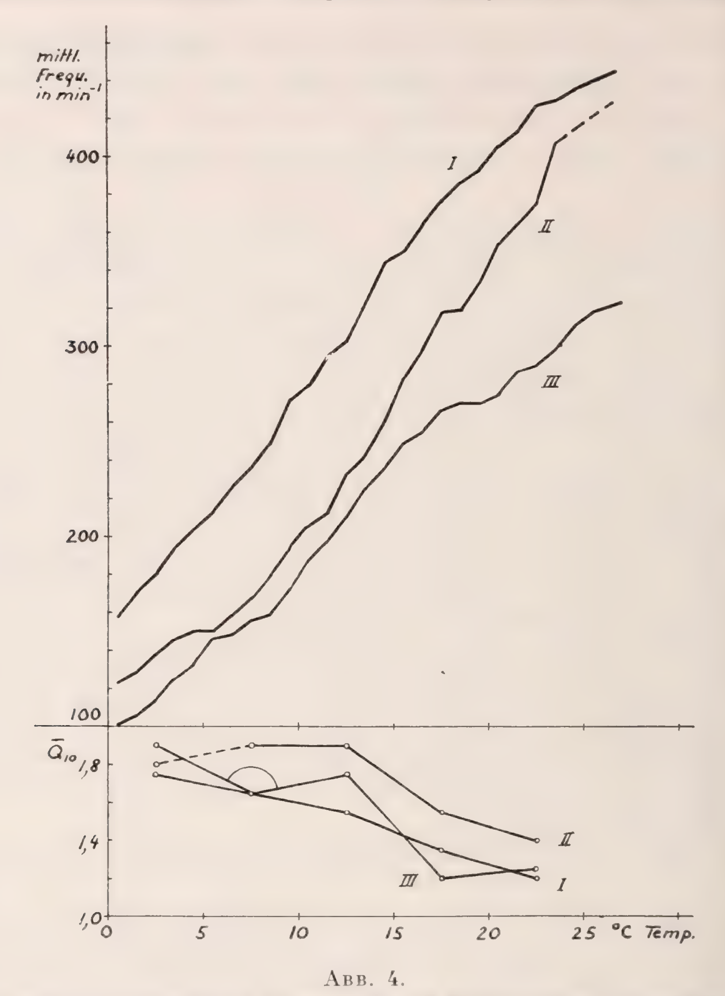


ABB. 4.

Oben: Temperaturabhängigkeit der mittleren Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen bei der jungen Bachforelle.

Unten: Die durchschnittlichen Q_{10} für Temperaturintervalle von je 5°. (I = frühe 1. Phase, II = Ende der 1. Phase, III = Übergangsphase).

II. Ende der 1. Phase: Die Mittelkurve der 8 Versuche zeigt ein weniger regelmässiges Bild als I. Eine S-Form ist höchstens angedeutet. Die Breite des Bandes der individuellen Kurven schwankt hier sehr stark zwischen ca. 30 und 115 min^{-1}

(Durchschnitt: 77), wobei sie im ganzen gesehen mit der Temperatur zunimmt. Schon bei diesem Stadium sind die den Kurvenpunkten zugrunde liegenden Werte, besonders bei höheren Temperaturen, mit einer grösseren Unsicherheit behaftet, da die Tiere beim Wärmerwerden oft unruhig werden und z. T. lebhaft und mehr oder weniger lange herumschwimmen und dadurch die Messungen sehr stören. Dies gilt noch in stärkerem Masse für das nächste Stadium (III). Das Q_{10} liegt um durchschnittlich 0,2—0,25 über dem Q_{10} von I. Aber auch hier ist es immer kleiner als 2 und nimmt gegen höhere Temperaturen hin auch ab.

III. Übergangsphase: Bei der ebenfalls etwas unregelmässigen Mittelkurve aus den 8 Versuchen ist wieder eine S-Form angedeutet. Obwohl das Kurvenband hier enger ist als in den vorherigen Stadien (Variationsbreite im Mittel 47 min^{-1}, zwischen 20 und 80 schwankend), haben die Punkte aus dem eben (bei II) erwähnten Grunde nicht etwa mehr Sicherheit; das Gegenteil ist eher der Fall. Die Q_{10} nähern sich z. T. wieder denjenigen von I.

Ein Vergleich der drei Kurven untereinander zeigt, dass sie in ihrer Form alle voneinander abweichen. Am nächsten kommen sich merkwürdigerweise durch ihre S-Form und z. T. ihre Q_{10} die Kurven I und III. Der grösste Unterschied hingegen scheint zwischen II und III durch ihr starkes Auseinanderweichen bei grösseren Temperaturen vorhanden zu sein; und wenn wir damit die Ergebnisse der M.S. 222-Versuche vergleichen, so zeigt sich, dass zwischen diesen beiden Stadien auch ein besonders grosser Sprung im Verhalten der Brustflossenfrequenz gegenüber M.S. 222 auftritt.

Also auch die Unterschiede in der Temperaturabhängigkeit der Brustflossenfrequenz auf den charakteristischen Stadien scheinen auf physiologische Veränderungen im Brustflossenrhythmus hinzuweisen, denen bestimmte Entwicklungsprozesse zugrunde liegen.

Zuletzt sei noch auf zwei wichtige Unterschiede gegenüber den Atembewegungen hingewiesen:

1. Nach Andersen (1930) beträgt bei diesen das mittlere Q_{10} im Intervall von 3—14° 2,2, also mehr als 2, während in unseren Versuchen das Q_{10} des Brustflossenrhythmus bei allen Stadien 2 nie erreicht. Erst zwischen 14 und 18° kommt das Q_{10} der Atemfrequenz mit 1,6 in die Grössenordnung der Q_{10} der Brustflossenfrequenz. Um besser vergleichen zu

können, wurden diese bei unseren Stadien ebenfalls für die beiden genannten Temperaturintervalle ausgerechnet:

	I	II	III	Atemfrequenz (Stad.: 20 mm) (ANDERSEN, 1930)
3—14°	1,65	1,8	1,7	2,2
14—18°	1,35	1,7	1,4	1,6

2. Ein grösserer und wesentlicherer Unterschied offenbart sich im Verhalten der Frequenz bei über 20°. Im Gegensatz zur Brustflossenfrequenz erreicht die Atemfrequenz im statistischen Mittel bei 20° ein Maximum, behält dann ungefähr gleiche Grössenordnung (mit Tendenz zu Abnahme) bei und fällt von ca. 25° an rapid ab, um bei 27,6° zu verschwinden, wie schon erwähnt wurde.

Brustflossen- und Atemfrequenz zeigen also auch in bezug auf ihre Temperaturabhängigkeit gänzlich verschiedenes Verhalten, nachdem uns ein solches schon bei ihrer Beeinflussung durch CO_2 begegnet ist. Trotz ihrem ähnlichen Verhalten in den M.S. 222-Versuchen, haben wir es beim „Ruherhythmus" der Brustflossen und beim Atemrhythmus doch mit zwei physiologisch sehr unterschiedlichen Rhythmen zu tun.

V. DAS RELATIVE WACHSTUM DER BRUSTFLOSSEN DER BACHFORELLE

Die Entwicklung der Brustflossen der Forellen- (und anderer Teleostier-) embryonen eilt derjenigen der Bauchflossen zeitlich weit voraus. Der Unterschied ist sehr auffallend: Während die Brustflosse schon am 5 mm langen Embryo gut messbar ist (0,12 mm), wird es die Bauchflosse erst bei 10 mm Körperlänge (0,08 mm), wenn die Brustflosse schon 0,8 mm misst; und, wenn beim Schlüpfen der Forelle die Brustflossen schon sehr gross sind und ununterbrochen rhythmisch schlagen, sind die Bauchflossen erst kleine unbewegliche Platten (Länge der ersten 1,4, der zweiten 0,4 mm, bei ca. 14,5 mm Körperlänge, kurz vor dem Schlüpfen).

Um diesen Tatbestand besser erfassen zu können, wurden verschiedene Längenmessungen an ca. 250 in 8% Formol fixierten Bachforellen vorgenommen, die sich über 29 Stadien von 5,5 mm

bis 25 mm Körperlänge (oder vom 17. Embryonaltag (= 130 Tgr.) bis zum 41. Tag (= 320 Tgr.) nach dem Schlüpfen) verteilen. Jedes Stadium umfasst meist 8—12 Tiere, von denen jeweils der Mittelwert genommen wurde. Über 25 mm konnten noch 3 bis zu 5 cm lange (= bis zu etwa 4 Monate alte) Tiere ausgemessen werden.

Gemessen wurde die Körperlänge als Vergleichsbasis, einige ihrer Teilabschnitte, die Länge je einer Brust- und einer Bauchflosse, schliesslich zum Vergleich die senkrechte Höhe der Rückenflosse und der Abstand Augenhinterrand—Operkelhinterrand als Mass für das Operkelwachstum. Die Körperlänge (Schnauzenspitze bis Mitte des Schwanzflossenhinterrandes, der zuerst stark konvex ist und allmählich konkav wird) und ihre Teilstrecken wurden unter Wasser mit Hilfe von untergelegtem Millimeterpapier gemessen. Dieses war in kleine Stückchen geschnitten und mit Kanadabalsam zwischen zwei Deckgläschen geklebt oder durch kurzes Eintauchen in verflüssigtes Paraffin mit einem dünnen Überzug davon versehen. Die erste Art wurde verwendet, wenn das gemessene Tier gerade ausgestreckt war und zum Ausmessen nur hingelegt werden konnte, die zweite hingegen, wenn dieses mehr oder weniger stark verkrümmt war, was z.B. bei im Ei fixierten Embryonen früher Stadien immer der Fall war. Um die Krümmung zu beheben, wurde das Tier in diesem Falle zum Messen mit einer feinen Insektennadel auf einer Wachsunterlage fixiert, zusammen mit dem dazwischen gelegten Millimeterpapier. Zur Beobachtung wurde ein Binokular mit 10-facher Vergrösserung benutzt. Die Längen der Einzelorgane wurden (auch unter Wasser) mit einem Okularmikrometer in einem Binokular mit 25-facher Vergrösserung gemessen.

Am eindeutigsten abgegrenzt sind die beiden Masse für Operkel und Rückenflosse (diese wurde trotz der schrägen Stellung der Flossenstrahlen und der dadurch bedingten schrägen Wachstumsrichtung senkrecht zur Rückenlinie gemessen, da damit ein eindeutigeres Resultat erhalten wurde). Die Länge der Brustflosse wurde immer in Richtung ihrer Basis (also mehr oder weniger senkrecht zum Insertionsgebiet, was selbst keinen eindeutigen Anhaltspunkt ergibt) genommen, von der Stelle an, wo sich die Flosse vom Rumpf loslöst, bis zum äussersten Punkt des distalen Randes oder, wenn dieser nicht in der Messachse lag, bis zur senkrechten Tangente daran. Auch die Bauchflosse wurde in Richtung ihrer Längsachse (parallel zu ihren Seitenrändern) gemessen.

Die im Folgenden verwendeten Wachstumsbegriffe wurden einer Arbeit von Teissier (1937) entnommen.

Mit Hilfe der Zahlenwerte aus den Messungen wurde das relative Wachstum der betreffenden Organe in bezug auf die Körperlänge untersucht. Dazu wurde die gebräuchliche Formel für das relative Wachstum $y = b \, . \, x^{\alpha}$ angewendet, und zwar in ihrer logarithmischen Schreibweise, die sich am besten zur Darstellung eignet:

$$\log y = \log b + \alpha \, . \, \log x$$

(y = Länge des Organs, x = Körperlänge, b = eine Konstante, α = Wachstumskonstante, die die Art des relativen Wachstums angibt. Alle in diesem Kapitel angegebenen Werte von α wurden nach Formeln der Korrelationsrechnung von GALTON (aus KOSTITZIN, 1937, p. 26—28)

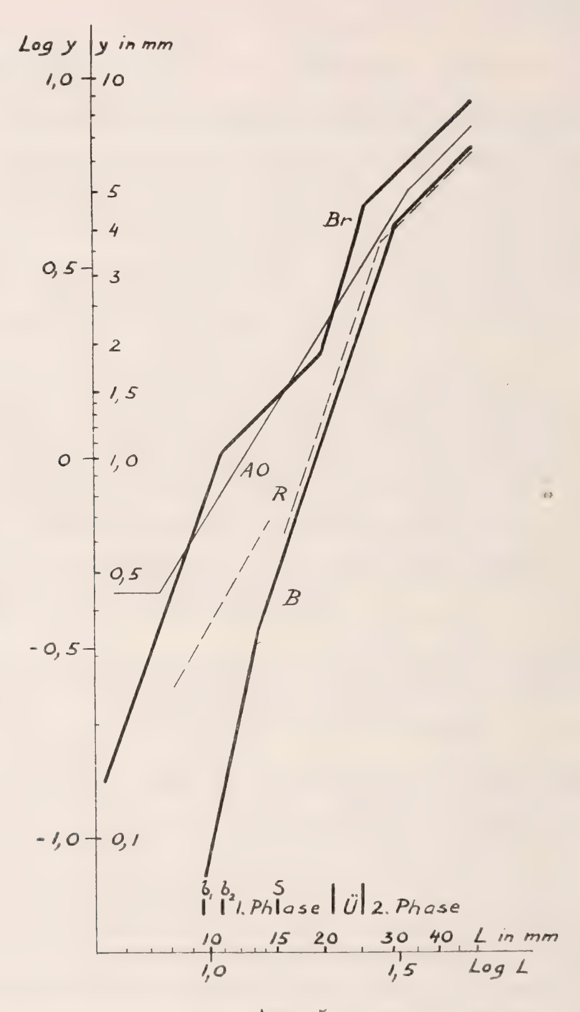


ABB. 5.

Logarithmische Darstellung des relativen Längenwachstums (in bezug auf die Körperlänge L) der Brustflosse (Br) und der Bauchflosse (B), dazu zum Vergleich des Operkels (AO = Strecke Augenhinterrand—Operkelhinterrand) und der Rückenflosse (R = ihre senkrechte Höhe). (Die Kurven (ausser R) wurden berechnet und danach konstruiert.)

Bei b_1 Beginn der Brustflossenbewegungen beim Herausnehmen des Embryos aus dem Ei und bei b_2 im Ei. S = Schlüpfmoment, Ü = Übergangsphase.

berechnet). Bei dieser Darstellung treten einige auffallende Besonderheiten klar hervor (s. Abb. 5).

Betrachten wir zunächst die Brustflossen allein, so sehen wir vier gut unterscheidbare Wachstumsetappen. Die erste ist durch relativ starkes positiv allometrisches Wachstum ausgezeichnet ($\alpha = 2,8$). Ihr Ende fällt ungefähr mit dem Zeitpunkt zusammen, wo im Ei einzelne oder rhythmische, spontane Bewegungen der Brustflossen beginnen. Länge beim ersten kritischen Wachstumspunkt 1 mm (Körperlänge knapp 11 mm).

Die zweite Wachstumsetappe ist isometrisch ($\alpha = 1,0$). In ihr wird die bisher symmetrische Flosse leicht asymmetrisch, indem die freie Flossenfläche kaudalwärts zu einer mehr elliptischen Form ausgezogen wird. In der Darstellung kommt dies nicht zum Ausdruck, da nur die Dimension in Richtung der Basis berücksichtigt wurde, nicht aber auch die Formveränderung. Diese ganze isometrische Phase fällt in die 1. Phase der Brustflossenbewegungen (inkl. Eiperiode) und hört kurz vor deren Ende auf (Differenz der Körperlänge ca. 1 mm). Zur Zeit des kritischen Wachstumspunktes (Länge der Flosse 1,9 mm, Körperlänge 20 mm) erreichen die ersten Flossenstrahlenanlagen, die bei 17 mm langen Tieren zum ersten Mal in der Umgebung der Basalplatte deutlich sichtbar werden, kranialwärts den distalen Rand der Brustflosse (kaudalwärts erst später).

Jetzt beginnt wieder eine stark positiv allometrische Wachstumsetappe ($\alpha = 3,4$, also grösser als in der 1. Etappe). Überraschenderweise fällt diese dritte Wachstumsetappe mit der von mir unterschiedenen Übergangsphase der Brustflossenbewegungen annähernd zusammen. Bei ca. 26 mm langen Tieren (Flossenlänge 4,5 mm) scheint sie ihr Ende zu nehmen. Nun ist die Bachforelle zum richtigen Jungfisch geworden; das Wachstum der Brustflossen scheint ziemlich isometrisch geworden zu sein, so weit dies aus den drei Einzelmessungen zu schliessen ist ($\alpha =$ ca. 1). Eine vorübergehende, geringe negative Allometrie ist zwar nicht ganz ausgeschlossen, wie besonders die Darstellung der Abbildung 7 (p. 474) zeigt.

Die kritschen Punkte des relativen Brustflossenwachstums (Eckpunkte der logarithmischen Kurve) fallen offenbar immer in die Nähe von physiologischen Wendepunkten in der Entwicklung der Brustflossenbewegungen, was kaum einfach ein Zufall sein kann.

Die Eigenart des Brustflossenwachstums wird noch deutlicher, wenn wir es mit dem Wachstum der Bauchflosse vergleichen. Dabei fallen vor allem zwei wichtige Unterschiede auf:

1. Das Wachstum der Bauchflosse beginnt viel später. Erst bei knapp 10 mm langen Embryonen wird sie einigermassen messbar: 0,08 mm; diese Grössenordnung dürfte die Brustflossenlänge bei ca. 4,5 mm langen Embryonen haben (Extrapolation !).
2. Bei der Bauchflosse kommen vor dem endgültigen Zustand keine isometrischen Wachstumsetappen vor, in physiologischer Hinsicht aber auch keine Phase ständig rhythmischer Bewegung.

Die Bauchflosse wächst anfangs sehr schnell, schneller als je die Brustflosse ($\alpha = 4{,}7$). Dieses rasche Anfangswachstum dauert bis kurz vor dem Ausschlüpfen der Bachforellen aus dem Ei und nimmt dann um weniges ab ($\alpha = 3{,}0$). Etwas später als die Brustflosse, erst bei ca. 31 mm langen Tieren (Länge der Flosse 4,1 mm), erreicht sie die wohl endgültige, isometrische Wachstumsetappe ($\alpha =$ ca. 1). Daraus resultiert, dass die Bauchflosse den Vorsprung, den die Brustflosse durch ihren frühen Entwicklungsbeginn hatte, während deren eingeschalteten isometrischen Phase annähernd aufholt.

Zum allgemeineren Vergleich soll noch kurz das relative Wachstum hauptsächlich zweier anderer Organe betrachtet werden: Operkel und Rückenflosse. Als Mass für den Operkel wurde, wie erwähnt, die Strecke Augenhinterrand—Operkelhinterrand genommen. Abgesehen von einem sehr frühen Zeitintervall konstanter (?) Länge, wächst diese Strecke mit unveränderter Wachstumskonstante schwach positiv allometrisch ($\alpha = 1{,}6$) im Intervall von etwas über 7 mm bis rund 34 mm Körperlänge, von 0,45 auf 4,5 mm zunehmend. Nachher wächst sie auch isometrisch.

Die Rückenflosse beginnt sich bei ca. 8 mm langen Embryonen vom hier etwa 0,25 breiten protozerken Flossensaum abzuheben, so dass von da an ihr relatives Wachstum verfolgt werden kann. Ihre senkrechte Höhe nimmt anfänglich schwach positiv allometrisch zu (α schätzungsweise $= 1{,}7$), um nach einer Wachstumsdiskontinuität bei ca. 0,65 mm Höhe (Körperlänge um 15 mm herum) ungefähr das gleiche Wachstum wie die Bauchflosse anzunehmen

Tabelle 6.

Die Mittelwerte der gemessenen Längen in mm bei der Bachforelle.

Anzahl der gemessenen Tiere	Körperlänge	Länge der Brustflosse	Länge der Bauchflosse	Augenhinterrand—Operkelhinterrand	Senkrechte Höhe der Rückenflosse
8	5,5	0,14	—	0,44	—
6	6,2	0,20	—	0,44	—
8	7,0	0,32	—	0,44	—
7	7,4	0,40	—	0,44	—
8	8,1	0,52	—	0,52	0,24
9	8,2	0,52	—	0,52	0,26
7	9,5	0,72	—	0,64	0,30
10	9,5	0,72	—	0,64	0,36
9	9,7	0,76	0,08	0,64	0,36
7	10,6	0,94	0,12	0,76	0,40
8	10,7	0,88	0,12	0,76	0,44
9	11,2	1,04	0,20	0,85	0,48
11	12,0	1,12	0,16	0,96	0,48
11	13,1	1,20	0,28	1,08	0,56
10	13,4	1,26	0,38	1,16	0,60
10	13,8	1,42	0,48	1,28	0,64
8	14,5	1,40	0,40	1,30	0,68
10	15,9	1,52	0,68	1,52	0,64
5	17,0	1,60	0,64	1,64	0,76
10	17,4	1,68	0,84	1,80	0,82
10	18,2	1,74	0,72	1,78	0,84
12	19,8	1,84	1,02	1,96	1,04
12	20,3	2,24	1,18	2,22	1,32
12	21,4	2,40	1,24	2,32	1,40
11	21,4	2,80	1,52	2,44	1,64
14	22,8	2,72	1,64	2,60	1,72
12	23,5	2,88	1,80	2,76	1,88
10	23,6	3,04	1,88	2,80	1,88
10	24,8	3,68	2,24	3,08	2,38
1	33,6	6,3	4,5	5,0	5,0
1	45,9	8,2	5,8	6,7	6,0
1	51,3	8,4	7,0	7,8	6,7

(α schätzungsweise = 3), wobei sie sich auch der Länge der letzteren angleicht (sie ist nur unbedeutend grösser). Fast gleichzeitig mit der Bauchflosse beginnt auch sie isometrisch zu wachsen.

Weniger eindeutig war das Schwanzflossenwachstum zu bestimmen, da hier ja noch der ganze Prozess der Umgestaltung der äussersten Spitze der Wirbelsäule hinzukommt, und daher eine für alle Stadien eindeutige Strecke schwer zu finden ist. Deshalb soll es auch nicht berücksichtigt werden. Auch die Teilstrecken der Körperlänge wie Schnauzenspitze—Brustflossenansatz, Schnauzenspitze—Bauchflossenansatz, Schnauzenspitze—Rückenflossenanfang, die fast durchwegs isometrisch zunehmen, gaben keine weiteren Aufschlüsse.

Aus allem geht das eine hervor, dass es unter den gemessenen Organen ausser der Brustflosse kein einziges gibt, das in einem relativ sehr raschen Wachstum eine isometrische Etappe einschaltet. Durch welche Faktoren der neue Wachstumsschub bei den Brustflossen bedingt ist, ist schwer zu sagen. Ein Faktor, oder besser: eine Voraussetzung dafür scheint u. a. die Blutversorgung der Flosse zu sein. Nach GRODZINSKI (1931) ist z. B. bei 17 mm langen Forellen erst ein spärliches Gefässnetz in der Umgebung des Basalgefässes am Rande der primären, basalen Skelettplatte entwickelt. Bei 20 mm langen Tieren, bei denen die Brustflossen wieder schneller zu wachsen beginnen, ist dieses Netz über eine grössere Fläche auf der Flosse verteilt. Aber auch spezielle Wachstumsverhältnisse bestimmter Gewebe mögen sich auswirken; so wäre es z.B. denkbar, dass die Flossenstrahlenanlagen, die gerade etwa am Ende des isometrischen Wachstums den äusseren Flossenrand in seiner vorderen Partie erreichen, von da an einen bestimmenden Einfluss auf das Wachstum der Brustflosse ausüben könnten. Das sind aber alles nur Mutmassungen, die vorläufig nicht zu beweisen sind und zudem vor allem nicht erklären könnten, weshalb diese verschiedenen Wachstumsetappen der Brustflosse zeitlich ungefähr mit den verschiedenen Entwicklungsphasen ihrer Bewegungen zusammenfallen. Denn dieser letzte Tatbestand ist wohl einer der interessantesten Punkte an der Entwicklung der Brustflosse der Forelle, der dadurch noch besonders betont wird, dass, nach dem Ausschlüpfen der Tiere aus dem Ei, auch in Bezug auf Dotterresorption und den damit verbundenen ernährungsphysiologischen Zustand der jungen Bachforellen verschiedene Perioden unterschieden werden können, die zeitlich mit den obigen Phasen mehr oder weniger übereinstimmen (1. Bis ca. 22 mm Körperlänge Dottersackperiode ohne Hunger; 2. Von da an Dottersackperiode mit

relativem Hunger, bis zur völligen Dotteresorption, die bei ungefütterter Brut bei 23 mm langen Tieren zu Ende ist (nach KRONFELD und SCHEMINSKY, 1926), bei unseren Forellen, die wohl geringe Möglichkeiten hatten zu fressen, erst bei rund 25 mm Körperlänge; 3. Bei ungefütterter Brut schliesst hier die absolute Hungerperiode an).

VI. VERGLEICHENDE BEOBACHTUNGEN AN ANDEREN ARTEN

Um die 1. Phase in den Brustflossenbewegungen der Bachforelle als biologisches Phänomen in der Teleostierontogenese besser beurteilen zu können, wurden noch einige andere Arten auf diese Erscheinung hin untersucht. Da nur eine Übersicht beabsichtigt war, sind die Daten z. T. sehr fragmentarisch; einzig für den Hecht sind sie etwas ausführlicher.

Ebenso fragmentarisch sind die Angaben über das Brustflossenwachstum, die an ein paar der untersuchten Arten gewonnen wurden, um einen Anhaltspunkt für den biologischen Vergleich zu haben.

1. ANDERE SALMONIDEN.

Salmo-Arten. — Auch bei anderen Arten von *Salmo* verhalten sich, abgesehen von mehr oder weniger unwesentlichen Einzelheiten, die Brustflossenbewegungen prinzipiell gleich. So lassen sich bei den drei untersuchten Arten (s. unten) auch die drei bei der Bachforelle beschriebenen Phasen in ihrer Entwicklung mehr oder weniger deutlich unterscheiden. Verschieden sind vor allem die Frequenzwerte des Rhythmus, die aber in keinem sichtbaren Verhältnis zur Körpergrösse stehen. Ihre Grössenordnung in der 1. Phase (bei 15°) beträgt

bei der Regenbogenforelle *(Salmo irideus)* 250 min^{-1} (sie scheint auch während der Übergangsphase ungefähr gleich zu bleiben),

beim Lachs *(Salmo salar)* 230 min^{-1} (unsicher ist, ob die Frequenz im Laufe der 1. Phase und der Übergangsphase leicht abnimmt),

beim Seesaibling (*Salmo salvelinus*) 310 min^{-1} (leichte Abnahme auf 270 min^{-1} gegen Ende der 1. Phase).

Die Brustflossenbewegungen der 1. Phase können bei diesen Arten gelegentlich sehr kurz gehemmt werden (bei der Regenbogenforelle „spontan“, beim Lachs durch Lagereflexe, beim Seesaibling nach Herumschwimmen).

Äsche (*Thymallus thymallus*). — Auch bei dieser Salmoniden-Art entwickeln sich die Brustflossen früh im Ei: 7 Tage nach Befruchtung (bei rund 10°, ca. 70 Tgr.) sind ihre Anlagen schon sehr deutlich sichtbar. 5 Tage später (etwa 125 Tgr.) treten ihre ersten Bewegungen im Ei auf: kleine Serien von 1—6 rhythmischen Bewegungen, die immer zusammen mit den häufigen Krümmungsbewegungen der Embryonen einsetzen, welche sich vom 9. Entwicklungstag an in Abständen von 2—3, seltener mehr, Sekunden folgen. Die Frequenz dieses ständig unterbrochenen Brustflossenrhythmus ist schwer zu bestimmen, sie liegt in der Grössenordnung von 250—300 min^{-1} bei 15°. 2 Tage nach Beginn der Brustflossenbewegungen (Alter: 14 Tage oder ca. 150 Tgr.) sind ihre Unterbrüche unbedeutend geworden oder sogar verschwunden, so dass nun meist oder ständig ein ziemlich regelmässiger Rhythmus von der angegebenen Frequenzgrössenordnung vorhanden ist. Dieser rührt die ganze Eiflüssigkeit zwischen Embryo und Eihülle um, während dies vorher durch die häufigen und starken Rumpfbewegungen des Embryos geschah, die jetzt aber seltener und schwach geworden sind. Der freie Raum zwischen Keim und Eihülle ist relativ viel grösser als bei der Forelle.

15—16 Tage (160—170 Tgr.) alt schlüpfen die durchschnittlich 10½ mm langen Äschen aus den Eiern. Mit wenigen Ausnahmen zeigen sie einen ununterbrochenen Brustflossenrhythmus. Dadurch wird ein relativ starker Wasserstrom erzeugt, der von den Brustflossen schräg nach hinten zieht, den Dottersack auf seinem oberen, hinteren Teil nur schwach bestreichend. Von vorne kommt er vor allem von der Kiemenregion her. Hier ist lange die 4. Kieme und zuerst teilweise auch die 3. vom Operkel nicht bedeckt. Anfänglich sind die Atembewegungen nur schwach und unwirksam, so dass die hintersten Kiemen in der ersten Zeit wohl hauptsächlich durch den Wasserstrom der Brustflossenbewegungen mehr oder weniger ventiliert werden.

Die geschlüpften Tiere liegen in ihren ersten Lebenstagen ausserhalb des Eies grösstenteils ruhig auf der Seite und schwimmen nur hie und da dem Boden entlang; aber schon nach etwa 5 Tagen (bei 11°, 50—60 Tgr.) schwimmen sie immer häufiger und lebhafter herum und in Ruhe beginnen sie Schräg- und Normallage einzunehmen. Der Brustflossenrhythmus geht beim ruhigen Tier ununterbrochen mit grosser Amplitude weiter. Beim Schwimmen scheinen die Brustflossen- und Schwimm- (= Rumpf-) bewegungen gekoppelt zu sein. Die Frequenz ist dabei von der gleichen Grössenordnung wie beim ruhigen Tier: in den ersten 4—6 Tagen ca. 310, dann ca. 270 min^{-1} bei 15°. Der Dottersack ist nach rund 10 Tagen resorbiert. Die Brustflossen bleiben aber dennoch in ihrer seitlichen Lage, auch in ihren Bewegungen tritt noch keine Änderung ein. An 6 Tieren, die ich weitere 10 Tage beobachten konnte, blieb dieser Zustand unverändert erhalten. Wann und wie der Adultzustand erreicht wird, ist mir noch unbekannt.

Über das relative Wachstum der Brustflossen kann nur Weniges gesagt werden, da es nur möglich war, Tiere von wenigen Altersstufen (vom 11. Embryonaltag (5 Tage vor dem Schlüpfen) bis zum 13. Tag nach dem Schlüpfen) zu fixieren und auszumessen. Im Gegensatz zur Bachforelle wächst bei der Äsche die Brustflosse vom Beginn ihrer Bewegungen an schwach positiv allometrisch: $\alpha = 1{,}6$ (s. a. Abb. 7). Sie zeigt gegenüber der Bauchflosse einen sehr grossen Entwicklungsvorsprung (diese tritt erst bei ca. 17 mm langen Tieren als messbares Gebilde (rund 0,1 mm) auf).

Ballen, Felchen *(Coregonus Suidteri ?)* (Fatio, 1890). — Bei dieser Felchenart treten auch schon im Ei rhythmische Brustflossenbewegungen auf. Nach dem Schlüpfen schwimmen die Tiere fast ununterbrochen herum. Während des Schwimmens scheinen die Brustflossen dauernd im gleichen Rhythmus wie die Rumpfbewegungen mitzuschwingen (Grössenordnung der Frequenz bei 15° 350—400 min^{-1}). Bei seltener Ruhe eines Tieres geht der Brustflossenrhythmus teilweise weiter.

2. Hecht *(Esox lucius)*.

Die Brustflossenbewegungen. — Die Hechtembryonen schlüpfen auf einem frühen Entwicklungsstadium aus

dem Ei, 11—12 Tage nach Befruchtung (bei rund 11°, = ca. 120—130 Tgr., nach SCHINDLER (1935): 120—155 Tgr.). Mund- und Kiemenöffnung sich noch nicht durchgebrochen, die Brustflossen sind erst als kleine unbewegliche Paletten von 0,3 mm Länge, auf dem Dottersack unmittelbar neben dem Rumpf stehend, sichtbar. Die Körperlänge beträgt ca. 8½ mm. Das allgemeine Verhalten der Hechte nach dem Schlüpfen wurde von SCHINDLER (1935) beschrieben:

„Ganz im Gegensatz zu den Barschlarven machen die Larven des Hechtes... nach dem Schlüpfen eine Zeit der Ruhe durch. Die jungen Hechte... hängen sich mit Hilfe von Haftpapillen an Gegenständen, vor allem Wasserpflanzen an. In diesem Zustand verbringen sie die ersten 8 bis 12 Lebenstage (Wassertemperatur 10-12° C.), nur von Zeit zu Zeit löst sich einer oder der andere los und schwimmt ein kurzes Stück, hängt sich jedoch bald an einer anderen Stelle wieder an. Selten liegt ein Fischchen längere Zeit auf dem Boden" (p. 145/146).

„Eigentümlich für die Hechtlarven in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen ist auch die diffuse Verteilung der Blutkörperchen über den Dottersack; er besitzt nämlich noch keine festen Blutbahnen, wie dies dei den Larven der anderen mitteleuropäischen Süsswasserfische der Fall ist, vielmehr verteilen sich die Blutkörperchen, die aus der Vena subintestinalis auf den Dottersack gelangen, regellos über den grössten Tiel der Dottersackoberfläche, wo sie frei zwischen Dottermasse und Epithel zum Herzen befördert werden..." (ebenda, p. 148).

Nach wenigen Tagen brechen Mund- und Kiemenöffnung durch, und es bilden sich eigene Blutbahnen auf dem Dottersack aus. Dann beginnen, 3—5 Tage nach dem Schlüpfen (bei 10—12°) die zuerst noch etwas unregelmässigen und schwachen Atembewegungen. Meist um den gleichen Zeitpunkt setzen auch die ersten Brustflossenbewegungen ein. Sie bestehen in sehr schnellen Vibrationen von einer schätzungsweisen Frequenzgrössenordnung von 700—800 min^{-1} (= ca. 12—13 sec^{-1}) bei 15° (durch Extrapolation (!) aus einigen Frequenzmessungen bei Temperaturen unter 6°: z. B. bei 5° ca. 400 min^{-1}). Die Brustflossen sind auf diesem Stadium 0,7 mm lang und sind infolge leichten Abnehmens des Dottersackes ganz an die Körperseiten gerückt. Die Körperlänge misst etwa 10½ mm. Bei einer Serie schlüpften die Tiere mit schon tätigem Atem- und Brustflossenrhythmus.

Diese Brustflossenbewegungen zeigen von ihrem Beginn an immer wieder kürzere oder längere Unterbrüche. Während den 2—3 ersten Tagen ihrer Tätigkeit kann man unter bestimmten Bedingungen (s. unten) eine auffallende Beziehung zu den Atembewegungen beobachten, die sich in folgenden beiden Phänomenen zeigen kann (in Bezug auf die Atembewegungen beziehe ich mich auf die Operkelbewegungen, da nur mit diesen zusammen die Brustflossenvibrationen deutlich beobachtet werden können): 1. Die Tätigkeit und die Unterbrüche der Brustflossenbewegungen dauern genaue Vielfache der Dauer einer Atembewegung, wobei der Rhythmus immer während des Hebens der Kiemendeckel einsetzt und während des Senkens abklingt; 2. Während der Brustflossentätigkeit selbst treten im Rhythmus der Atembewegungen Schwankungen der Amplitude auf. Diese nimmt auch wieder während des Hebens der Kiemendeckel z. T. bis auf das Doppelte zu, um während der relativ lang andauernden Inspirationsstellung der Operkel wieder auf den ursprünglichen Wert zu sinken. Ob sich die Frequenz dabei auch ändert, ist nicht zu erkennen. Einschränkend muss aber gesagt werden, dass ich dieses letzte Phänomen bei einer Temperatur von 18—20° beobachtete. Bei tieferen Temperaturen ist es nicht mehr zu sehen.

Hier sei noch eine Einzelbeobachtung angeführt, die auch auf eine gewisse physiologische Beziehung zwischen Atem- und Brustflossenrhythmus hinzuweisen scheint. Sie wurde an 5 jungen Hechten gemacht, die 6 Tage alt waren und bei denen die beiden oben genannten Phänomene gerade nicht mehr auftraten. Es wurde die Atemfrequenz während der Tätigkeit und während des Stillstandes der Brustflossen ausgezählt, die jeweils während der Zeitdauer von etwa 30—80 Atembewegungen vibrierten und im Durchschnitt rund halb so lang stillstanden. Die Temperatur betrug 17,3—18°, die Tiere hingen an der leicht schrägen Wandung des Beobachtungsgefässes (Geleeglas). Die erhaltenen Zahlenpaare stimmen alle darin überein, dass die Atemfrequenz bei Tätigkeit der Brustflossen mehr oder weniger deutlich höher war als bei deren Stillstand, wie die folgenden Zahlen von Tabelle 7 zeigen:

Tabelle 7.

Tier	Temperatur	Atemfrequenz		Differenz
		Brustflossen ruhig	Brustflossen tätig	
1	17°	85 min^{-1}	116 min^{-1}	31 min^{-1}
		92	116	24
2	17,8°	113	128	15
		114	120	6
3	17,3°	114	122	8
4	17,9°	115	116	1
		112	121	9
		116	125	9
		111	129	18
5	18°	122	134	8
		128	131	3
		121	128	7

Die Frequenzen änderten sich dabei nicht sprungartig, sondern nahmen jeweils gegen Ende der betreffenden Periode zu oder ab.

Der Verdacht wird nahegelegt, dass die beschriebenen Beziehungen zwischen Atem- und Brustflossenrhythmus auf zentralnervösem Wege zustande kommen. Im zweiten Falle ist es vielleicht sogar möglich, dass eine direkte Beeinflussung vom Atemzentrum aus vorliegt. In dieser Richtung weisen auch einzelne Beobachtungen an wenigen 3—4 Tage alten Hechten, bei denen in ausgekochtem Wasser oder bei geringem CO_2-Zusatz die Unterbrüche des Brustflossenrhythmus an Länge und Häufigkeit abnahmen oder fast ganz verschwanden.

Wenn die Tiere gelegentlich schwimmen, sind ihre Brustflossen tätig. Die Frequenz scheint von der gleichen Grössenordnung wie die der Rumpfbewegungen zu sein, so weit dies bei ihrem hohen Wert, der nicht sichtbar verschieden von dem des „Ruherhythmus" ist, beurteilt werden kann.

Der durch die Brustflossenbewegungen beim ruhigen, mittels seiner Kopfklebdrüsen meist hängenden Tier erzeugte Wasserstrom

verläuft auch wieder von der Kiemenregion her kurz den Rumpfseiten entlang und hauptsächlich über die Oberseite des unter seiner Hülle mit Blutgefässen überzogenen Dottersackes.

Um den 9.—12. Tag (bei 10—12°), ca. 2—4 Tage nach Aufhören der äusserlich sichtbaren, oben beschriebenen Beziehungen zum Atemrhythmus beginnen die Klebdrüsen am Kopf zu degenerieren und der junge Hecht hält sich von da an frei schwebend im Wasser, meist durch schnell und verschieden intensiv vibrierende Brustflossen- und Rumpfbewegungen (rhythmisches Schwingen eines mehr oder weniger grossen Teiles des Hinterendes, das sich bis zu einem kaum sichtbaren Vibrieren der hintersten Schwanzspitze reduzieren kann). Die Frequenzen der beiden Rhythmen scheinen übereinzustimmen, wenigstens in der Grössenordnung, und ihre Amplituden ändern sich meist gleichsinnig miteinander. Es besteht also eine gewisse Kopplung zwischen beiden Bewegungen. Wenn in ganz ruhigem Wasser das Tier sich im Gleichgewicht befindet, stehen die beiden Rhythmen häufig still. Aber schon in leicht bewegtem Wasser sind sie fast ununterbrochen in Tätigkeit, ähnlich wie beim adulten Stichling. Der durch die Brustflossen erzeugte, z. T. immer noch kräftige Wasserstrom hat nun eine andere Richtung als früher beim ruhig hängenden Tier: er geht seitlich von ihm weg in zur Medianebene senkrechter Richtung. Eine deutliche Beeinflussung der Brustflossenbewegungen durch Lagereflexe wurde nicht beobachtet. Trotzdem helfen sie wohl bei der Stabilisierung des jungen Hechtes mit, vielleicht sogar bei der Lokomotion (Antrieb).

Der Dottersack ist beim Abschluss der Ruheperiode des Hechtes schon stark reduziert und verschwindet in den ersten Tagen der freien Lebensweise allmählich vollständig (2—2½ Wochen nach Schlüpfen). Trotz seines Verschwindens bleiben aber die Brustflossen in ihrer seitlichen Lage am Rumpf. Selbst wenn die „Hechtgestalt“ bei etwa 3 cm Länge mehr oder weniger erreicht ist, sind die Brustflossen immer noch seitlich und nach aussen abstehend, ihre Flossenstrahlen sind erst angedeutet und ihr Bewegungsmodus ist unverändert. Ein adulter Hecht hat aber mehr ventralgelegene und vor allem nach unten gerichtete Brustflossen, die sehr viel langsamer schlagen. Es finden also später noch morphologische und physiologische Veränderungen statt, die hier nicht mehr untersucht wurden (vergl. weiter unten das Wachstum). Nur so viel kann

gesagt werden, dass die Änderungen in den Brustflossenbewegungen ausser der Frequenzabnahme nicht mehr so tiefgreifend sein können, da sie vom Ende der Ruheperiode der Hechte an in den allgemeinen Bewegungsapparat eingeschaltet sind, so dass sich jene Änderungen ganz in dessen Rahmen abspielen, was zu untersuchen nicht im Sinne der vorliegenden Arbeit lag.

Das relative Wachstum der Brustflossen.

An 63 Tieren, die sich auf 12 Stadien kurz vor dem Schlüpfen (5½ mm) bis zu einem Alter von etwa 2 Monaten (28 mm) verteilen, wurden Längenmessungen der Brustflossen, der Bauchflossen und der Strecke Augenhinterrand—Operkelhinterrand zur Bestimmung ihres relativen Wachstums (in bezug auf die Körperlänge) vorgenommen. Den ersten 7 Stadien liegen meist 8 Werte zugrunde, den letzten 5 nur je 4—1. Es war mir möglich, noch 5 adulte Hechte auszumessen, so dass der weitere Wachstumsverlauf wenigstens mehr oder weniger abgeschätzt werden konnte.

Die Brustflossen werden messbar bei ca. 7 mm langen Embryonen: 0,1 mm. Ihr relatives Wachstum (s. Abb. 6) ist zuerst stark positiv allometrisch (α = ca. 3,3, ohne Berücksichtigung des ersten Wertes), um bei 12—13 mm langen Tieren isometrisch zu werden (α = ungefähr 1). Ein Vergleich mit den Adultwerten zeigt, dass das Verhältnis von Brustflossenlänge zu Körperlänge praktisch gleich bleibt (s. Tab. 8 und Abb. 7), was schliessen lässt, dass die Isometrie mehr oder weniger beibehalten wird. Darauf deutet auch ein Vergleich mit dem Operkelwachstum hin (s. weiter unten). Hervorgehoben sei noch, dass bei Beginn der Brustflossenbewegungen (Tiere ca. 10½ mm lang) keine Änderung im relativen Wachstum auftritt, und dass der Übergang zum isometrischen Wachstum zeitlich ungefähr mit dem Ende der Ruheperiode des Hechtes, in der er sich mit Hilfe der Klebdrüsen am Kopf an Gegenständen anhängt, zusammenfällt.

Die Bauchflossen zeigen gegenüber den Brustflossen auch wieder eine grosse Verspätung des Wachstumsbeginns. Als einigermassen messbare Gebilde treten sie erst beim Abschluss der Ruheperiode auf. Nach einem kurzen extrem starken Wachstumsschuss (α = 12?) wächst die Bauchflosse relativ stark allometrisch ($\alpha = 2\frac{3}{4}$). Gegenüber der Brustflosse holt sie in dieser Etappe an Länge weitgehend auf. Bei 3 cm langen Tieren ist dieses allometrische Wachs-

tum offenbar noch nicht abgeschlossen, sondern ein Vergleich mit den Adultwerten zeigt, dass es noch eine Zeit lang andauern muss.

Das Wachstum der Strecke Augenhinterrand—Operkelhinter-

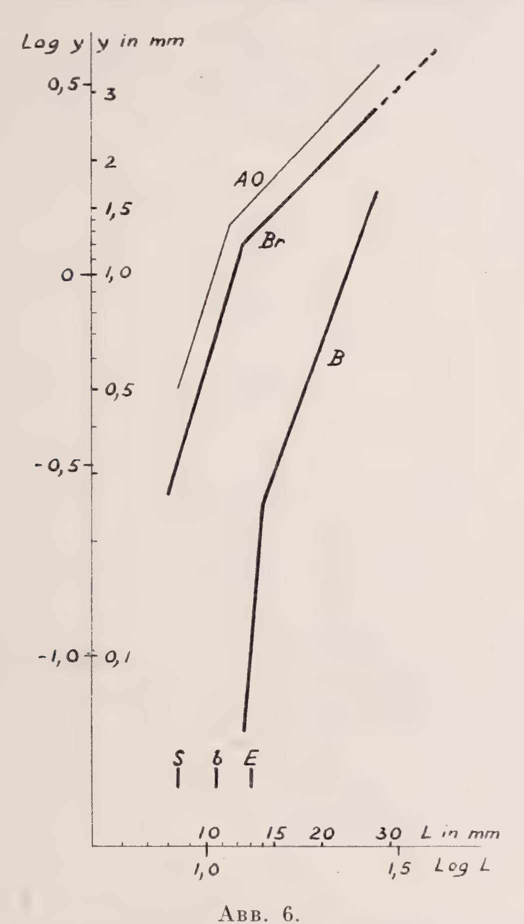


Abb. 6.

Logarithmische Darstellung des relativen Längenwachstum der Brustflosse (Br) und der Bauchflosse (B) und zum Vergleich des Operkels (AO = Strecke Augenhinterrand—Operkelhinterrand) beim Hecht. (Kurven berechnet und danach konstruiert.)

S = Schlüpfmoment, *b* = Beginn der Brustflossenbewegungen, E = Ende der Ruheperiode.

rand, als Repräsentant für das Operkelwachstum, wird nach einer unsicheren negativ allometrischen Etappe bei den geschlüpften Tieren positiv allometrisch (α = ca. 3,2). Diese Etappe ist nur

TABELLE 8.

Die Werte oder Mittelwerte der gemessenen Längen in mm beim Hecht.

Anzahl der gemessenen Tiere	Körperlänge	Länge der Brustflosse	Länge der Bauchflosse	Augenhinterrand—Operkelhinterrand
6	5,4	?	—	0,44 ?
7	7,5	0,13	—	0,48 ?
8	8,2	0,30	—	0,59
8	9,55	0,52	—	0,66
8	10,3	0,68	—	0,94
9	11,15	0,88	?	1,25
8	12,1	1,04	0,06	1,40
4	14,5	1,42	0,28	1,80
2	16,0	1,46	0,32	2,00
1	17,2	1,68	0,40	2,00
1	20,0	2,08	0,68	2,36
1	28,1	2,56	1,68	3,40
5	55 cm	5,8 cm	5,0 cm	6,8 cm

von kurzer Dauer und wird bei 11—12 mm langen Hechten durch das endgültige — aus dem Vergleich mit den Adulten zu schliessen — isometrische Wachstum abgelöst. Da die isometrische Phase bei Operkel und Brustflosse um den gleichen Zeitpunkt beginnt, haben wir einen neuen Hinweis dafür, dass das Brustflossenwachstum wahrscheinlich isometrisch bleibt.

3. BARSCH *(Perca fluviatilis)*.

Bei den Barschembryonen werden die Anlagen der Brustflossen am 8. Tag ihrer Entwicklung (bei 11°, ca. 80 Tgr.) deutlich sichtbar. Die ersten Brustflossenbewegungen treten bei 13 Tage (140 Tgr.) alten Embryonen im Ei auf. Am ersten Tag sind es erst langsame Einzelbewegungen (einseitig oder beidseitig synergistisch oder nacheinander), die während oder am Ende ungefähr jeder 2. bis 4. der häufigen Krümmungsbewegungen des Embryos ablaufen (von diesen folgen etwa 10 in ½—2 Minuten bei 15°). Am folgenden Tag

setzt bei jeder Rumpfbewegung eine kurze Serie von 1—5 rhythmischen Brustflossenbewegungen ein. Schindler (1935), der diesen Vorgang filmte, beschreibt ihn wie folgt: „Das Tierchen schlägt einige Male mit dem Schwanz gegen den Körper und wieder zurück gegen die Eihülle, wobei zunächst der Körper seine Lage nur wenig verändert. Dann wird der ganze Körper in der Richtung des Kopfes um ein kleines Stück im Ei herumgeschoben und sobald der Körper wieder in Ruhe gekommen ist, folgen lebhafte fächelnde Bewegungen mit den Brustflossen" (p. 143). Diese Bewegungsserien der Brustflossen dauern allmählich länger und werden unabhängig von den Körperbewegungen, so dass der Brustflossenrhythmus 4 Tage nach seinem Beginn, d. h. 1—2 Tage vor dem Schlüpfen der Embryonen, nur noch selten unterbrochen wird. Die Grössenordnung seiner Frequenz ist 350 (— 400) min^{-1} bei 15°. Die Rumpfbewegungen sind nun seltener geworden. In den letzten Tagen vor dem Schlüpfen treten auch schon langsame rhythmische Atembewegungen auf.

Achtzehn Tage nach Befruchtung schlüpfte die Hauptmasse der Barsche (190—200 Tgr.; nach Schindler (1935): 160—190 (140—205) Tgr.). Die kleinen frisch geschlüpften Barsche beginnen sofort lebhaft herumzuschwimmen. „Sie bleiben also, zum Unterschied zu den meisten andern einheimischen Fischlarven, gleich nach dem Schlüpfen in ununterbrochener Bewegung." (Schindler, 1935, p. 144.) Auch nach Resorption des Dottersackes werden sie von diesem Autor als nicht schnelle, aber ausdauernde Schwimmer bezeichnet.

Die Brustflossen sind, solange das Tier schwimmt, immer in Bewegung, anscheinend mit den Rumpfbewegungen gekoppelt, und wenn es einmal am Boden zur Ruhe kommt, ist ihr Rhythmus nur selten unterbrochen. Auch wenn der Dottersack resorbiert ist (ca. 6 Tage nach Schlüpfen), bleiben die Brustflossen in ihrer seitlichen Lage am Körper.

Nach diesem Zeitpunkt waren mir nur noch wenige Beobachtungen möglich, da mir die Weiterzucht der jungen Barsche nicht gelang. Doch ist die eine Feststellung sehr wichtig, dass ein einzelnes Exemplar, das ich bis zu einem Monat beobachten konnte, während dieser Zeit keine Änderungen in seinem Verhalten und seinen Brustflossenbewegungen zeigte.

Zum relativen Wachstum der Brustflossen

der Barsche: An 139 Tieren, die sich auf 11 Stadien vom 8. Embryonaltag (11—12 Tage vor Schlüpfen) bis zu etwa 12 Tagen nach dem Schlüpfen verteilen, wurden dieselben Längenmessungen wie bei den anderen Arten gemacht.

Bei 7 Tage alten Embryonen wird die Anlage der Brustflosse deutlich sichtbar, wird aber erst am folgenden Tag einigermassen messbar. Sie wächst nun sehr stark positiv allometrisch (α = ca. 8), um bei Beginn ihrer Bewegungen in eine schwach positiv allometrische Wachstumsetappe (mit $\alpha = 1{,}6$) überzugehen. Die geschlüpften Tiere nehmen an Länge nur äusserst langsam zu, auch die Brustflossen scheinen kaum mehr zu wachsen. Der weitere Wachstumsverlauf konnte nicht mehr verfolgt werden.

Die Bauchflossen beginnen ihr Wachstum wieder erst sehr viel später als die Brustflossen: bei den 12 Tage alten Tieren waren sie noch nicht vorhanden. Das Operkelwachstum in der untersuchten Zeitperiode ist konstant positiv allometrisch mit einer Wachstumskonstanten von α = ca. 3.

4. Barbe *(Barbus fluviatilis)*.

Die Barben schlüpfen, ca. 9 mm lang, 12—13 Tage nach Befruchtung (bei 11—12°) auf einem sehr unentwickelten Stadium aus: Mund- und Kiemenöffnung fehlen noch, die Brustflossen sind erst als kleine Falten angelegt (0,1—0,15 mm). Die Tiere liegen meist ruhig auf der Seite und schwimmen nur von Zeit zu Zeit davon. Die ersten Atembewegungen beginnen am 11. Tag (bei 12—14°, Länge ca. 11 mm), während ich die ersten Bewegungen der Brustflossen, die unterdessen auf 0,8—1,0 mm herangewachsen sind, erst 2 Tage später beobachten konnte. Diese treten nicht als „Ruherhythmus" auf, sondern nur unmittelbar vor dem Schwimmen: 2—3 auf beiden Seiten synergistisch erfolgende Schläge als Einleitung dazu. Wie sich die Brustflossen während des Schwimmens verhalten, ist mir nicht bekannt. In den nächsten 2—3 Wochen traten keine Änderungen ein (auch der Dotter wurde während dieser Zeit nicht ganz resorbiert). Länger konnten die Tiere nicht beobachtet werden.

Die Bauchflossen zeigen wieder starkes Nachhinken in der Entwicklung gegenüber den Brustflossen.

5. Allgemeines.

Schon diese wenigen Vergleichsbeobachtungen zeigen, dass die Frühphase der Brustflossenbewegungen bei den Teleostiern keine einheitliche Erscheinung ist. Ein an sich gleichbleibendes Element, nämlich der Brustflossenrhythmus als solcher, ergibt durch seine unterschiedlichen, weiteren Verknüpfungen und durch die Begleitumstände, unter denen er auftritt, ein von Art zu Art verschiedenes Erscheinungsbild. Auf eine eigentliche vergleichende Betrachtung muss hier verzichtet werden, da dafür das Material zu fragmentarisch ist. Dagegen gestatten die gegebenen Beobachtungen doch, im speziellen Fall der Forelle (und ihrer nächsten Verwandten) das Besondere an deren Brustflossenbewegungen durch einen kurzen Vergleich mit den anderen untersuchten Arten hervorzuheben.

Zunächst ist es schwierig zu sagen, was das äusserlich Spezifische daran ausmacht. Auch bei anderen Arten (eine Ausnahme bildet z. B. die junge Barbe) kommen in der Frühphase Brustflossenbewegungen vor, die von anderen Bewegungen des Tieres weitgehend unabhängig sind (= „Ruherhythmus"). Hingegen trafen wir einen praktisch wirklich ununterbrochenen Rhythmus ausser bei den *Salmo*-Arten nur noch bei der nahe verwandten Äsche an. Was ihm bei der Forelle äusserlich sein spezielles und auffallendes Gepräge gibt, scheinen vor allem die allgemeinen Bedingungen zu sein, unter denen er bei ihr auftritt: die geschlüpften Tiere sind während ihren ersten $2\frac{1}{2}$ Lebenswochen, trotz dem physiologischen Bereitliegen ihrer Schwimmbewegungen, vor allem am Anfang hilflose und durch den grossen Dottersack stark behinderte Wesen, die fast ständig mehr oder weniger ruhig am Boden liegen (in der Natur im Kiesbett versteckt). Vielleicht sind es gerade die ständigen Bewegungen am ruhigen Tier, die die Brustflossen auf diesem Stadium so gross erscheinen lassen, trotzdem sie noch nicht ihre volle relative Länge erreicht haben (s. Abb. 5 und 7). Bei der Äsche dauert die Ruheperiode nur ca. 5 Tage und ist nur wenig ausgeprägt.

Bei der genauern zeitlichen Verfolgung der Änderung dieser Brustflossenbewegungen im Rahmen der Gesamtentwicklung zeigt sich aber ein Verhalten, das die Bachforelle (und vielleicht auch ihre nächsten Verwandten der Gattung *Salmo*) vor allen anderen beobachteten Arten auszeichnet und ihrem Brustflossenrhythmus

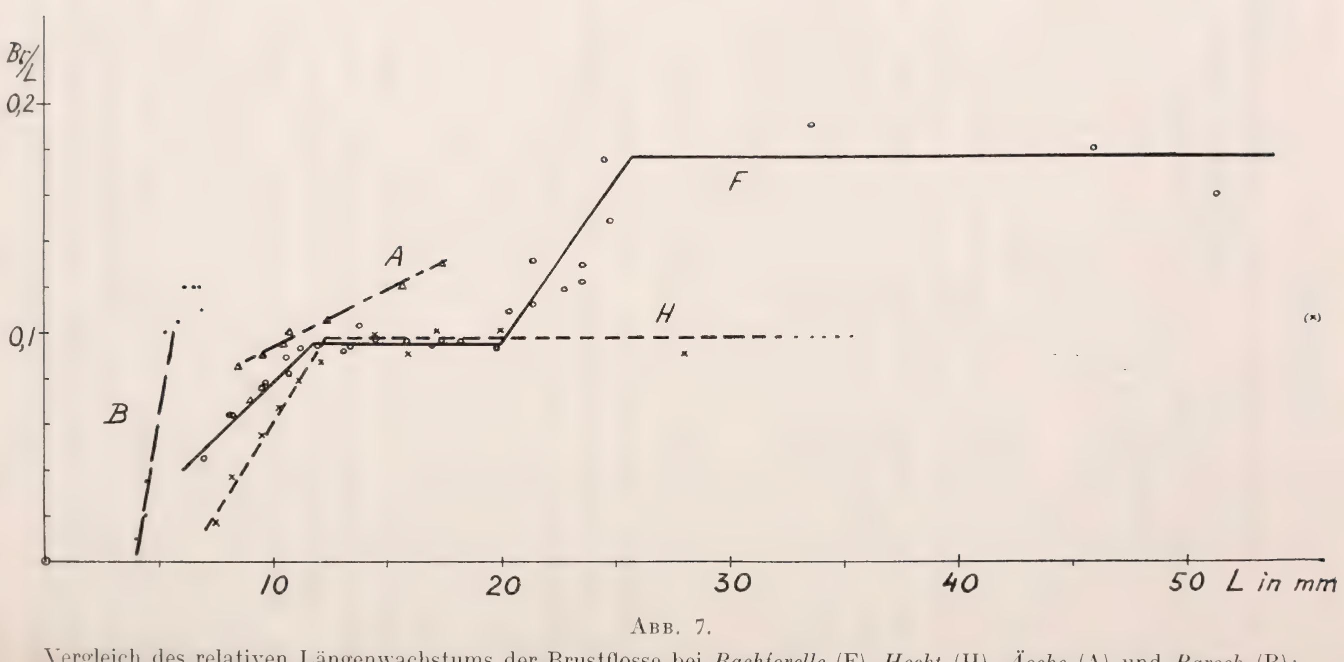


Abb. 7.

Vergleich des relativen Längenwachstums der Brustflosse bei *Bachforelle* (F), *Hecht* (H), *Äsche* (A) und *Barsch* (B): die relative Brustflossenlänge (in bezug auf die Körperlänge)Br/L als Funktion der Körperlänge L.

die eigentliche Spezifität gibt. Das ist die weitgehende, zeitliche Harmonie der physiologischen Veränderungen dieses Rhythmus mit der Art des relativen Brustflossenwachstums und mit der Resorption des bei den *Salmo*-Arten in extrem grosser Menge vorhandenen Dotters und dem damit verbundenen allgemeinen ernährungsphysiologischen Zustand des Tieres.

Damit ist auch schon das Wichtigste über die Form des relativen Brustflossenwachstums bei der Bachforelle hervorgehoben, was diese vor demjenigen der anderen untersuchten Gattungen auszeichnet. Ein weiterer Vergleich muss auch hier aus dem gleichen Grund wie oben beiseite gelassen werden. Nur eine kleine Übersicht über den von Art zu Art verschiedenen Wachstumsverlauf der Brustflossen sei an Hand einer Darstellung gegeben, in der die relative Brustflossenlänge (Br/L) als Funktion der Körperlänge (L) aufgetragen ist (s. Abb. 7).

VII. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Bisher habe ich alle Probleme mehr theoretischer Art, welche die frühen Brustflossenbewegungen bei der Forelle und anderen Teleostiern als biologisches Phänomen dem Beobachter stellen, zurückgestellt. Zum Abschluss soll nun versucht werden, durch einige allgemeine Betrachtungen auf Grund unseres Beobachtungsmaterials und von Angaben aus der Literatur das bisher gewonnene Bild zu ergänzen. Die Grundlage hierfür werden natürlich in erster Linie die Beobachtungen an der Forelle, dann noch am Hecht bilden müssen, während die übrigen Arten nur zu Vergleichen herangezogen werden können.

Die vier Probleme, die sich mir im Laufe dieser Arbeit hauptsächlich gestellt haben, sind:

1. Der zeitliche Unterschied in der Entwicklung der beiden Paarflossen.
2. Die physiologische Grundlage des Brustflossenrhythmus.
3. Die biologische Bedeutung des Brustflossenrhythmus.
4. Die theoretische Bedeutung des Brustflossenrhythmus für das Problem der morphologischen Bewertung des Schlüpfzustandes der Teleostier.

1. Vergleichende Bemerkungen zum zeitlichen Entwicklungsvorsprung der Brustflosse gegenüber der Bauchflosse.

Ein Tatbestand, der auch ohne genaue Wachstumsmessungen sofort in die Augen springt und für einen allgemeinen Vergleich auch einer rein qualitativen Betrachtung zugänglich ist, ist das zeitliche Vorauseilen der Brustflosse in der Entwicklung gegenüber der Bauchflosse. Da dies bei allen hier untersuchten Arten zu beobachten ist, kann es sich dabei nicht um eine vereinzelte Erscheinung handeln, und es fragt sich, ob das eine allgemeine Teleostiereigenschaft ist.

Durchgeht man die Abbildungen in Ehrenbaum (1905), so stösst man bei allen Arten, bei denen die Bauchflossen räumlich hinter den Brustflossen auswachsen, auf den gleichen Tatbestand. Für solche Teleostierformen ist dies also sicher die Norm. Man ist geneigt, darin den Ausdruck eines cranio-caudalen Entwicklungsgefälles zu sehen. In diesem Falle müssten dann bei den Formen, bei denen sich die Bauchflossen auf dem Niveau der Brustflossen oder wenig vor ihnen entwickeln, beide Flossenpaare ungefähr gleichzeitig angelegt werden und auswachsen, oder bei den vor den Brustflossen gelegenen Bauchflossen müsste vielleicht ein stärkeres Wachstum zu beobachten sein. Soweit solche Sachverhalte überhaupt aus den Abbildungen abgelesen werden können, scheint sich die zweite Folgerung bei der Mehrzahl solcher Formen zu bestätigen, während die erste Folgerung nur ganz selten festgestellt werden kann. Hierbei ist aber zu bedenken, dass die Bauchflossen auch in diesen Fällen sehr wahrscheinlich hinter den Brustflossen angelegt werden, da sie ja von weiter hinten gelegenen Somiten ihren Ausgang nehmen, und dass ihre Anlagen erst nachträglich, wenn auch in relativ kurzer Zeit, auf das Niveau der Brustflossen oder vor sie verschoben werden. Dies ist natürlich aus den Abbildungen nicht abzulesen, weshalb dieser Punkt unsicher bleibt.

Der bei allen von uns beobachteten Arten gefundene Entwicklungsvorsprung der Brustflossen gegenüber den Bauchflossen ist also ein normale Eigenschaft der Teleostier und trifft nur bei den Formen nicht einfach zu, bei denen, abweichend von der Mehrzahl

der Arten, die Bauchflossen nicht in deutlichem Abstand hinter den Brustflossen auswachsen.

Ein Faktor, der hier u. a. eine wichtige Rolle spielt, ist wohl das oben erwähnte cranio-caudale Entwicklungsgefälle. Experimentell konnte ein solcher Gradient von HYMAN (1921) in Form seines Stoffwechselgefälles, im Versuch als Absterbegradient bestimmt, an sehr frühen Stadien von *Fundulus*, *Ctenolabrus* und *Gadus* nachgewiesen werden. Dabei wurde früher oder später ein zweiter, schwächerer Gradient vom Hinterpol nach vorne festgestellt. Mit der Zeit kommen sekundär einzelne weitere Regionen höherer Giftempfindlichkeit hinzu. Solche werden relativ früh an *Fundulus*-Keimen gefunden, u. a. a. die Anlagen der Brustflossen.

In diesem Zusammenhang bedeutungsvoll ist auch die Schlussfolgerung von HARRISON (1895), dass sich die Brustflossen im Laufe der Ontogenese weiter vom uranfänglichen Zustand entfernen als die Bauchflossen.

Zum Schluss sei daran erinnert, dass dieser Entwicklungsvorsprung der Vorderextremitäten gegenüber der Hinterextremität nicht eine allgemeine Wirbeltiernorm ist.

2. ÜBER DIE PHYSIOLOGISCHE GRUNDLAGE DES BRUSTFLOSSENRHYTHMUS.

Zunächst ist es vielleicht nicht überflüssig zu betonen, dass schon der allererste Brustflossenrhythmus bei etwa 10 mm langen, aus dem Ei genommenen Forellenembryonen nicht aneurale, sondern nervös ausgelöste und gesteuerte rhythmische Bewegungen sind. Als Beweisgründe dafür seien u. a. angeführt: 1. der histologische Befund, dass auf diesem Stadium die Brustflossen ungefähr die gleiche Konstitution haben wie die der geschlüpften Tiere (nach LEGHISSA, 1942); 2. das weitgehende motorische Funktionieren des übrigen Rumpfes auf diesem Stadium (nach LEGHISSA, 1942); 3. die frühzeitige Beeinflussung des Rhythmus der frühen 1. Phase (nach dem Schlüpfen), der bis zu diesem Stadium im wesentlichen gleichgeblieben ist, durch Lagereflexe.

VON HOLST (1939 *a*, *b*) hat uns Einblick in die physiologischen Grundlagen der lokomotorischen Rhythmen der Adultfische verschafft. Er gewann seine bedeutenden Resultate an Fischen (6 Arten aus dem Golf von Neapel), denen er in der vorderen

Medulla das Zentralnervensystem durchtrennte (um den Einfluss des übrigen Gehirns mit seinen ständig wechselnden Wirkungen auszuschalten). „Der operierte und künstlich beatmete Fisch macht nach einer Periode der Unerregbarkeit... zunächst ein Stadium durch, in dem er sich ähnlich wie ein Rückenmarksfisch verhält, d. h. nur auf bestimmte Reize jeweils bestimmte Flossenbewegungen „reflektorisch" ausführt... Schliesslich (nach 20 Minuten bis mehreren Stunden) setzen die Flossenrhythmen unter konstanten Bedingungen „spontan" ein und laufen dann anfangs oft periodisch, später in der Regel pausenlos über viele Stunden bis mehrere Tage, bis zum Tode des Tieres, weiter. Jede Flosse pflegt für sich, unabhängig von der anderen, einzusetzen." (1939 *a*, p. 238/239.)

Der für uns wesentlichste Teil der Theorie der rhythmischen Flossenbewegungen der Fische, die von Holst auf Grund seines riesigen Beobachtungsmaterials über relative Koordination ausarbeitete, besagt: „Am Lokomotionsvorgang sind zweierlei Ganglienelemente beteiligt, die motorischen und die automatisch-rhythmischen. Erstere bestimmen durch ihre Aktionsfrequenz *(ceteris paribus)* lediglich die Amplitude der Bewegung, letztere die Frequenz (und ausserdem ebenfalls durch ihre Zahl die Amplitude). Die automatischen Elemente sind zu kleinen Gruppen zusammengeschlossen, die sich indessen gelegentlich noch weiter aufteilen können; die Einzelelemente einer Gruppe arbeiten synergistisch. Je zwei Gruppen schliessen sich zu einem antagonistisch (alternierend) arbeitenden Paar zusammen, das abwechselnd Phase und Gegenphase der zentralen Aktion ausführt. Die benachbarten Paare arbeiten in gewissen, geringen Phasenabständen. Eine grössere Reihe solcher Gruppenpaare ist zu einem relativ festen Verband („Automatismus") zusammengeschlossen; er versorgt die Muskulatur einer Flosse..." (1939 *a*, p. 284.) Die motorischen Zellen werden durch die automatischen Zellen abwechselnd erregt und gehemmt und senden ihrerseits die Muskelimpulse aus (nach p. 269). „Die Aktion dieser primären rhythmenbildenden Zellgruppen setzt ein, wenn der zentrale Erregungszustand über eine gewisse Schwelle ansteigt. Bei den Medullapräparaten wird diese Steigerung fortlaufend von der Medulla her besorgt. Darüber hinaus bedürfen die rhythmischen Zellgruppen aber nicht irgendwelcher peripherer, rhythmischer Reizanstösse; ... daher automa-

tische Elemente (Automatismen) genannt, zum Unterschied von den ihnen unterstellten motorischen Zellen, welche die Muskeln innervieren." (1939 *b*, p. 485.)

Die zunächst rein formale Ähnlichkeit, die zwischen dem Brustflossenrhythmus der 1. Phase bei der Forelle und einem der Flossenrhythmen, z. B. dem Brustflossenrhythmus, bei den von Holst'schen Medullafischen besteht, fällt sofort auf. Beiden ist in erster Linie gemeinsam, dass der Rhythmus nicht durch „höhere" Impulse beeinflusst wird, wenn wir von den sich allmählichen Lagereflexen bei der jungen Forelle absehen. Es liegt nahe anzunehmen, dass dieser äusserlichen Analogie auch eine Ähnlichkeit der physiologischen Grundlage entspricht. Nach einer solchen Hypothese bestände also prinzipiell der gleiche Unterschied zwischen der 1. und 2. Phase der Brustflossenbewegungen der jungen Bachforelle wie zwischen einem Rhythmus beim Medullafisch und beim intakten Fisch, d. h. der elementare physiologische Mechanismus der rhythmischen Bewegungen, wie er von der von Holst'schen Theorie gefordert wird, wäre schon vom eigentlichen Beginn (im Ei) der 1. Phase an in Funktion und würde sich während der Übergangsphase nicht ändern. Was hier hingegen das äussere Erscheinungsbild ändert, wäre die Einbeziehung dieses, während fast der ganzen 1. Phase (inkl. Eiperiode) weitgehend isolierten, von Holst'schen Rhythmus in den allgemeinen Bewegungsapparat auf Grund von nicht näher zu umschreibenden Entwicklungsvorgängen im Zentralnervensystem. Dadurch würde dieser Rhythmus in Beziehung zu höheren Zentren, die vielleicht auch jetzt erst voll zu funktionieren beginnen, zum Mauthner'schen Apparat, etc., gebracht. Bei den oben beschriebenen Medullafischen werden die Rhythmen von all dem wieder „abgehängt". Dass sich am Ende der 1. Phase und während der Übergangsphase ganz allgemein im Nervensystem Entwicklungsvorgänge abzuspielen scheinen, darauf wurde schon früher hingewiesen (p. 444). Als Quelle des nötigen Erregungszustandes für den Brustflossenrhythmus der 1. Phase bei der jungen Forelle wäre wohl auch in erster Linie die Medulla anzunehmen, was damit im Einklang stände, dass bei seinem Beginn auch Atembewegungen bei den aus dem Ei befreiten Embryonen einsetzen, dass also die Medulla in Funktion getreten ist.

Zusammengefasst hätten wir nach der eben skizzier-

ten Auffassung in den Brustflossenbewegungen der 1. Phase bei der Forelle eine elementare automatisch-rhythmische Tätigkeit „in reiner Form“ vor uns, die auch in der 2. Phase die Grundlage für die Bewegungen bildet, hier aber als Teil des allgemeinen Bewegungssystems des Tieres infolge von ständigen Änderungen durch mannigfache nervöse Impulse in ihrer ursprünglichen Form nicht mehr in Erscheinung tritt und bei der ruhig daliegenden Forelle sogar ganz gehemmt wird.

Einen Beweis für die Gültigkeit dieser Erklärungsmöglichkeit könnte vielleicht erst eine Registrierung der Brustflossenbewegungen bringen, die aber, wenn sie brauchbar sein soll, wegen der Zartheit dieser Flossen wohl äusserst schwierig wäre. Sie könnte vielleicht zeigen, wie weit das Phänomen der relativen Koordination auftritt, z. B. in Abhängigkeit von den Atembewegungen oder von den gelegentlichen, kurzdauernden rhythmischen Rumpfbewegungen „an Ort“ in den allerersten Tagen nach dem Schlüpfen der Forelle. Ein Fehlen dieser Erscheinung wäre noch kein Gegenbeweis für die oben vertretene Ansicht.

Wenn unsere Hypothese richtig ist, muss sie sich ohne weiteres auch auf die übrigen Arten übertragen lassen. Die artlichen Unterschiede in den frühen Brustflossenbewegungen wären dann als Ausdruck der arttypischen Bedingungen im Zentralnervensystem, unter denen der Rhythmus tätig ist, zu verstehen. Dass wir auch hier wieder Analogien finden können zu Erscheinungen an den Rhythmen der Medullafische, zeigt das Beispiel des immer wieder unterbrochenen „Ruherhythmus“ der Brustflossen etwa beim jungen Hecht, der eine gewisse Entsprechung im „pausenbildenden“ Typ der Rhythmen zu finden scheint, zu dem vor allem die Brustflossenrhythmen gehören.

Zum Schluss sei noch der Vollständigkeit halber auf eine andere Erklärungsmöglichkeit der so einschneidenden Änderungen der Brustflossenbewegungen der Forelle während der Übergangsphase hingewiesen, die aber das Problem des Rhythmus selbst ganz beiseite lässt. Das ist die Annahme einer Änderung in der peripheren Innervation der Brustflosse, speziell eines Abbaus einer eventuell möglichen, transitorischen Vagusinnervation, eine Annahme, die an früher (p. 444) schon erwähnte, nicht weiter verfolgte Narkoseversuche mit M.S. 222 anknüpft. Zwar konnte in der Literatur (Harrison (1895), Beccari (1922), Leghissa (1942)) in dieser

Hinsicht nichts gefunden werden, was dafür sprechen würde. Es besteht immerhin noch die Möglichkeit, dass trotz gleichbleibendem histologischem Bild Veränderungen in den peripheren Faserbeziehungen auftreten könnten. Eine solche Hypothese scheint mir indessen weniger wahrscheinlich zu sein. Zudem lässt sie das zentrale Problem des Rhythmus der 1. Phase selbst ganz unberührt.

Leider lassen die Versuche über die Frequenzbeeinflussung durch M.S. 222, die eine Trennung der 1. Phase und der Übergangsphase des Brustflossenrythmus auch auf experimentellem Wege ermöglichten (s. p. 440 ff.), vorläufig noch gar keine Schlüsse zu dieser Frage zu, da über den genauen Angriffspunkt dieses Narkotikums im Nervensystem noch nichts bekannt ist.

3. Über die biologische Bedeutung der frühen Brustflossenbewegungen.

Die Diskussion der physiologischen Seite der Brustflossenbewegungen fordert die Ergänzung durch die Frage nach der biologischen Bedeutung, wenn wir zu einer umfassenderen Kenntnis des Phänomens gelangen wollen.

Für die Forelle hat besonders Babák (1921) auf eine Bedeutungsmöglichkeit der ununterbrochenen Brustflossenbewegungen der 1. Phase hingewiesen. Ausgehend von Beobachtungen an den Embryonen von *Acara* mit rhythmischen Schwanzbewegungen und von *Haplochilus* mit rhythmischen Brustflossenbewegungen im Ei kommt er zur Auffassung: „Auch bei den (geschlüpften (Verf.)) Embryonen von *Trutta (iridea)* scheint den ebenfalls bei sonstiger Ruhe des Tieres rhythmisch erfolgenden Brustflossenschwingungen die Bedeutung einer Hilfsatemeinrichtung zuzukommen.“ (p. 665.)

Mit dieser nächstliegenden Bedeutungsmöglichkeit müssen wir uns auseinandersetzen und erörtern, ob wir es mit einer Anpassungserscheinung zu tun haben.

Es muss vorher aber noch darauf hingewiesen werden, dass die Brustflossen der frisch geschlüpften Forellen als provisorische Atemorgane selbst nicht in Betracht kommen, da die Blutgefässversorgung der Flosse in dem uns interessierenden Stadium viel zu spärlich ausgebildet ist.

Nach GRODZINSKI (1931) verläuft bei den frisch geschlüpften Tieren ein der unpaaren Aorta entspringendes Gefäss, das an der Basis der Brustflosse ein kleines Gefässnetz in die Flossenmuskeln (Ab- und Adduktoren) abgibt, in einem Bogen, meist dem Rande der basalen Skelettplatte dicht anliegend über die Flossenfläche; es ist das Vas basale, die spätere Arteria basalis. Parallel einem kleinen Teil dieses Gefässes läuft die spätere Vena basalis. Bei den 15—17 mm langen Forellen „wachsen kurze und stumpfe Sprossen vom Vas basale in den apikalen Abschnitt der Flosse. Bald verlängern sich diese Sprosse sehr stark, anastomosieren miteinander und bilden auf diese Weise ein indifferentes grobmaschiges Netz. Das Netz wächst schnell in die Länge aus und nähert sich mit seinen Ausläufern dem Aussenrande der Flosse" (p. 572). Nach den Zeichnungen von GRODZINSKI zu schliessen, ist dieses Gefässnetz zu gering, als dass es als wirksame Atemfläche in Betracht kommen könnte. Zudem tritt es ja erst gegen Ende der erste Phase der Brustflossenbewegungen in Erscheinung. Seine Ausbildung steht vielmehr in Zusammenhang mit der Entwicklung der Flossenstrahlenanlagen; es sind die zukünftigen Strahlengefässe.

Diese Bemerkung war notwendig, da ein Fall bekannt ist, wo die Brustflossen echte provisorische Atemorgane zu sein scheinen. Die Embryonen von *Symbranchus marmoratus* (TAYLOR, 1914) schlüpfen auch mit relativ grossen Brustflossen, die aber mit einem reichen Kapillarennetz versorgt sind, das sie ganz rot erscheinen lässt. Sie werden während der ersten Zeit nach dem Schlüpfen ständig ruckartig hin- und herbewegt. Anfänglich nimmt ihre relative Grösse noch zu, später aber, wenn die Kiemenatmung voll ausgebildet ist, schrumpfen sie und werden zum grössten Teil abgeworfen.

Es bleibt also zur Diskussion die Bedeutung als Atemhilfsmechanismus. Wenn die Brustflossen eine echte derartige Einrichtung sind, wie etwa der Visceralapparat bei den adulten Fischen, so müssen meiner Ansicht nach die drei folgenden biologischen Bedingungen erfüllt sein:

1. Der betreffende Mechanismus muss einen Wasserstrom über ein Atemorgan oder eine Atemfläche erzeugen.
2. Diese Bewegungen des Mechanismus werden durch den CO_2- und indirekt auch den O_2-Gehalt des Wassers reguliert.
3. Das Atemorgan oder die Atemfläche wird nicht schon anderswie ventiliert, d. h. es besteht eine biologische Notwendigkeit für den Hilfsmechanismus.

Auf diese drei Bedingungen hin soll nun der Brustflossenrhythmus der 1. Phase bei der Forelle geprüft werden, und am Schluss mögen auch andere Arten damit verglichen werden.

1. Von früher her (p. 435) wissen wir, dass die Brustflossen einen Wasserstrom erzeugen, der den vorderen und mittleren Oberteil des Dottersackes berührt. Dessen Blutgefässnetz ist nach Kryzanovsky (1934) „das einzige larvale Atemorgan bei den *Salmonidae*“ (p. 31). Im gleichen Satz schreibt dieser Autor vorher: „Beim *Salmo*... entwickeln sich der funktionierende Visceralapparat und die definitiven Kiemen bedeutend früher, als die Reduktion des Dottersack-Gefässnetzes eintritt...“ Unter normalen Bedingungen, d. h. in frischem, durchlüftetem und kühlem Wasser sind die Atembewegungen in der ersten Zeit nach dem Schlüpfen noch sehr schwach und wenig wirksam, haben aber doch die Möglichkeit, wie unsere Versuche (p. 447) u. a. a. gezeigt haben, bei CO_2-Zusatz einen wirksamen Atemstrom zu erzeugen. Dies geschieht durch eine Art „Schluckakt“; der Kiemendeckelapparat ist dadurch, dass er längere Zeit die Kiemenhöhle hinten nicht abschliessen kann (in den ersten Tagen ist sogar die letzte Kieme noch mehr oder weniger unbedeckt), noch weit davon entfernt, etwa nach dem Schema von Woskoboinikoff aktiv dabei mitzuwirken.

Am Anfang scheint also das Dottersackgefässnetz das dominierende, in frischem, durchlüftetem Wasser zuerst vielleicht fast das auschliessliche Atemsystem zu sein. Es wird zum kleineren Teil vom Wasserstrom der Brustflossen „ventiliert“. Damit ist die erste der obigen Bedingungen wenigstens teilweise erfüllt.

2. Wir haben früher gesehen (p. 447/448), dass beim Brustflossenrhythmus der 1. Phase im Gegensatz zu den Atembewegungen durch CO_2-Zusatz oder auch durch O_2-Mangel (ausgekochtes Wasser) im Durchschnitt praktisch keine Frequenzerhöhung (im Mittel ca. $2\frac{1}{2}\%$) zu erzielen ist. Obwohl die Amplitude aus den dort angegebenen Gründen nicht berücksichtigt wurde, konnte doch an ihr auch nie eine auffallende Änderung beobachtet werden. Ich bin damals (p. 448) zum Schluss gekommen, dass dem Brustflossenrhythmus keine Regulationsleistung zukommt. Eine Regulation ist auch nicht in dem Sinne vorhanden, dass etwa der Rhythmus in gut durchlüftetem Wasser gelegentlich länger unter-

brochen wäre, sondern der Brustflossenrhythmus ist im statistischen Mittel von einer monotonen Konstanz.

Mit dem Fehlen jeglicher sichtbarer Regulation ist die zweite der gestellten Bedingungen nicht erfüllt.

Dass aber das Gesamtatmungssystem der frisch geschlüpften Forelle nicht ganz ohne Regulation zu sein scheint, zeigen gerade die erwähnten Versuche von p. 447. Bei CO_2-Zusatz oder auch in ausgekochtem Wasser tritt die gewöhnliche Atemregulation in Funktion, indem die Bewegungen des Visceralapparates schneller und vor allem stärker werden, weshalb sie damals ja auch als „Test" benutzt werden konnten. Doch wird unsere Frage dadurch nicht berührt.

3. Kryzanovsky (1934) schreibt in der schon oben zitierten Arbeit: „Die Larven vieler Fische haben keine Hilfsorgane, dafür aber nutzen sie Bedingungen der Umgebung aus. *Salmonidae* legen die Eier in fliessendem und reichlich Sauerstoff enthaltendem Wasser ab, wodurch die am Boden liegenden unbeweglichen Larven vollständig befriedigt werden." (p. 42.) Diese Aussage gibt also der berechtigten Auffassung Ausdruck, dass die jungen Forellen keinen Atemhilfsmechanismus nötig haben, ist aber im übrigen für uns nicht entscheidend, da daraus nicht hervorgeht, ob der Autor Kenntnis von Brustflossenbewegungen der geschlüpften Salmoniden hatte. Dies scheint eher zweifelhaft, wenn man u. a. in seiner Zusammenfassung liest: „Eine indirekte Beziehung zu den Atmungsorganen haben die Brustflossen... unterstützen den Atemprozess durch eine Zuströmung des Wassers zum Dottersackgefässnetz..." (p. 53.)

Zur Prüfung des dritten der obigen Punkte müssen wir die Lebensbedingungen der Forellenbrutstätten näher kennen lernen. Zunächst sei daran erinnert, dass die Forellen typische Winterlaicher sind (November bis Januar, nach Remane (1923)). Die Weibchen legen ihre Eier in Bächen und Flüssen in flache Kiesmulden, die sie durch Schwanzbewegungen im Kiesbett aushöhlen, und decken sie nach ihrer Ablage wieder mit Kies zu. Nach Hein (1906) bleibt die Brut nach ihrem Schlüpfen ca. 5½—6 Wochen (bei etwa 8½°) darin versteckt, also bis etwa zum Ende der Übergangsphase der Brustflossenbewegungen.

Über die Lebensbedingungen in diesen Brutstätten geben Demoll und Wohlgemuth (1921) einige Daten. Durch Versuche

konnten sie zeigen, „dass keine getrennten Ströme über und in dem Kies laufen, sondern, dass das Wasser den Kies ständig bis in die Tiefe durchwühlt. Dies gilt wenigstens vom Kies mit einer Korngrösse, wie sie etwa von den Forellen als Brutstätten benutzt wird. Die starke Durchströmung bringt natürlich auch eine starke Sauerstoffversorgung der im Kies heranwachsenden Brut mit sich." (p. 167.) Da die Forellen nur in sauerstoffreichen Gewässern leben, und da die Brut während der kältesten Jahreszeit sich entwickelt, erkennt man, dass die Sauerstoffanreicherung des durchströmenden Wassers sehr gross ist.

Obwohl anzunehmen ist, dass die Forellenbrut gegen zu starke Strömung im Kiesbett geschützt ist, worauf die beiden zuletzt genannten Autoren hinweisen, sind die äusseren Atmungsbedingungen die denkbar günstigsten, da die Keime samt ihrem Dottersack wohl ständig von einem leichten Strom von frischem, sauerstoffreichem Wasser bestrichen werden. Unter solchen Umständen erscheint ein Atemhilfsmechanismus überflüssig (was KRYZANOVSKY zu dem oben zitierten Satz veranlasst haben mag). Die 3. Bedingung wird m. E. also nicht oder höchstens in ganz ungenügendem Masse erfüllt.

Wir kommen somit zu dem Ergebnis, dass nur eine der drei Bedingungen teilweise erfüllt ist, nämlich die erste, und müssen daraus den Schluss ziehen, d a s s z w a r e i n e A t e m h i l f s f u n k t i o n d e s B r u s t f l o s s e n r h y t h m u s i n s e i n e r 1. P h a s e b e i d e r F o r e l l e a n s c h e i n e n d a n g e d e u t e t i s t, d a s s s i e a b e r n i c h t d e s s e n b e s o n d e r e B e d e u t u n g s e i n k a n n, u n d d a s s v o r a l l e m d a b e i k e i n e A n p a s s u n g s e r s c h e i n u n g v o r l i e g t.

Vielleicht ist der Einwand möglich, dass sich die Tiere ja dort aufhalten, wo sie die Strömung nicht mitnimmt, und dass daher die lokale Ventilation der Dottersackoberfläche unzureichend ist, so dass diese Aufgabe die Brustflossen übernehmen, und dass in diesem Falle auch zu verstehen wäre, warum keine Regulation des Rhythmus vorhanden ist, da die Brut in einem konstant güngstigen Milieu sich befindet. Der Brustflossenrhythmus wäre dann also eine Art „doppelter Sicherung". Trotzdem scheint es mir, man würde zu viel Zweckmässigkeit dahinter sehen, wenn man über die obigen Schlussfolgerungen hinausgehen wollte.

Eine Stütze findet diese Auffassung in dem Ergebnis der Versuche von Demoll und Wohlgemuth (1921) über die Sauerstoffzehrung der Forellenbrut. „Die Dotterbrut ist... hinsichtlich der Sauerstoffzehrung wesentlich anspruchsloser als die weiter herangewachsene“, trotzdem sie eine doppelt so hohe Stoffwechselintensität als diese besitzt. „Wir haben also hier den Fall, dass die Dotterbrut die höchste Stoffwechselintensität besitzt, dass sie aber bei sauerstoffärmerem Wasser auskommt, da sie am stärksten die Fähigkeit ausgebildet hat, den vorhandenen Sauerstoff dem Wasser zu entnehmen.“ (p. 168.)

Die gleiche Bedeutungsmöglichkeit wie die eben erörterte stellt sich auch zur Diskussion für die Brustflossenbewegungen während der anfänglichen Ruheperiode des jungen Hechtes, der ja in biologischer Hinsicht von der jungen Forelle z. T. sehr abweicht. Es seien daran wieder die drei oben an ein Atemhilfsorgan gestellten Bedingungen geprüft.

1. Hier gilt dasselbe wie bei der Forelle: Die Brustflossen erzeugen einen Wasserstrom, der einen Teil der Dottersackoberfläche, die nach Kryzanovsky (1934) das einzige larvale Atmungsorgan ist, ventiliert. D. h. die 1. Bedingung ist auch wieder teilweise erfüllt.

2. Die Beobachtungen über die möglichen Beziehungen zwischen Brustflossen- und Atemrhythmus (p. 465 unten), so wie einige wenige Versuche lassen vermuten, dass hier eine Art von Regulation des Brustflossenrhythmus vorhanden ist, in dem Sinne, dass hauptsächlich das Verhältnis Tätigkeit : Stillstand reguliert würde. Man kann wohl annehmen, dass in einem gewissen Masse die 2. Bedingung erfüllt ist.

3. Ist die Dottersackoberfläche auf eine Ventilation durch die Brustflossen „angewiesen“? Zur Beantwortung dieser Frage müssen wir beachten:

a) In den ersten Tagen nach dem Schlüpfen, wo die Mund- und Kiemenspalten noch geschlossen sind, ist der Dottersack das hauptsächlichste Atemorgan und scheint besonders daran „angepasst“ zu sein, dadurch, dass „durch die diffuse Verteilung der Blutkörperchen auf dem Dottersack die beste

Ausnützung der Oberfläche erreicht" wird. (SCHINDLER, 1935, p. 148.) Aber gerade in dieser massgebenden Phase sind die Brustflossen noch vollständig ruhig. Diese beginnen ihre Tätigkeit erst, wenn sich auf dem Dottersack eigene Blutbahnen ausbilden. Man kann darin einen Zusammenhang erblicken, dass nunmehr der Dottersack wegen der verkleinerten Atemoberfläche besser ventiliert sein müsse. Da aber zur gleichen Zeit auch die eigentlichen, wenn auch noch schwachen Atembewegungen beginnen, kann man ebenso gut eine Korrelation hierzu sehen. Denn es ist durchaus möglich, dass die Kiemen in diesem Moment in geringem Masse funktionstüchtig sind, was aus einer Andeutung von KRYZANOVSKY (1934) hervorgeht: „Bei diesen Larven (nämlich u. a. a. des Hechtes. Verf.) entwickeln sich die Kiemen sehr früh und sind schon im Moment der vollen Reduktion des Dottersack-Atmungssystems funktionsfähig. Bei der Larve von *Esox* sind schon ziemlich beträchtliche Anlagen der Kiemen vorhanden, obgleich das Dottersack-Atmungssystem schon (sollte vielleicht „noch" heissen? Verf.) gut entwickelt ist." (p. 24.)

b) Die Hechte sind Frühjahrslaicher (Februar bis Mai, nach REMANE (1923)). Nach „BREHMS Tierleben" werden die Eier „auf seichten, mit Wasserpflanzen bewachsenen Stellen am Ufer der Gewässer, gern auch auf überschwemmte Wiesen... abgelegt." Die an solchen Stellen, infolge einer durch Sonnenbestrahlung hervorgerufenen Erwärmung des Wassers, möglichen ungünstigeren Sauerstoffverhältnisse werden wohl durch die Sauerstoffproduktion der Pflanzen kompensiert.

c) Wie wir von früher her wissen, hängen sich die jungen Hechte während ihrer anfänglichen Ruheperiode mit ihren Kopfhaftpapillen an Gegenständen, vor allem Wasserpflanzen an. KRYZANOVSKY (1934) sieht auch hierin „eine indirekte Beziehung zu den Atmungsorganen... Die Klebeorgane ermöglichen es den Larven sich anzuhängen, wodurch das Liegen auf irgendwelchen Gegenständen beseitigt wird und die vollständige Umspülung der Atmungsorgane durch das Wasser erreicht wird." (p. 53.) Die geringste Wasserbewegung kann also dem ruhig hängenden Tier frisches

Wasser zuführen. Zudem schwimmen die Tiere gelegentlich über eine kurze Strecke weg.

Zusammengefasst ergibt sich daraus, dass infolge der hängenden Lebensweise während der anfänglichen Ruheperiode schon durch kleine Wasserströmungen eine geringe Wassererneuerung auf der Dottersackoberfläche möglich ist, dass sie jedoch auf einem Teil derselben durch Brustflossenbewegungen erleichtert werden kann. Aber gerade die ersten Tage nach dem Schlüpfen, in denen diese und die Atembewegungen fehlen und die Dottersackoberfläche als Hauptatemorgan in Frage kommt, beweisen, dass jene passive „Ventilation" offenbar vollständig genügt. Die 3. Bedingung scheint mir daher nur unwesentlich erfüllt zu sein.

Aus der Prüfung der drei Bedingungen resultiert, dass während eines Teiles der Ruheperiode des geschlüpften Hechtes eine Atemhilfsfunktion der Brustflossenbewegungen zur Erleichterung der Dottersackatmung angedeutet ist. Sogar eine gewisse physiologische Regulation scheint vorhanden zu sein. Aber die Beachtung der Periode der ersten paar Tage, wo die Dottersackatmung offenbar die Hauptrolle spielt und wo ausgerechnet keine Brustflossenbewegungen vorkommen, zeigt uns, dass auch der frühe Brustflossenrhythmus beim jungen Hecht nicht als Anpassungserscheinung gedeutet werden kann, und dass die angedeutete Bedeutung als Atemhilfseinrichtung mehr zufälligen Charakter hat.

Die gleichen Betrachtungen auch auf die frühen Brustflossenbewegungen der anderen von uns beobachteten Arten auszudehnen, ist schwierig, da hier nur eine erste Übersicht vorliegt. Trotzdem soll es an einem Beispiel versucht werden, das mir geeignet erscheint und das in biologischer Hinsicht wieder ganz anders geartet ist als Forelle und Hecht: das sind die Brustflossenbewegungen des Barsches im Ei. Auch hier drängt sich die Möglichkeit einer Bedeutung als Atemhilfseinrichtung auf. „Diese Bewegungen der Brustflossen sind wohl vor allem wichtig für die Atmung, indem sie die Flüssigkeit an den Atmungsorganen vorbeitreiben; in diesem Entwicklungsstadium dient nach den Untersuchungen von Kryzanovsky vor allem die vaskularisierte Oberfläche des Dottersackes als Atmungsorgan." (Schindler, 1935, p. 143.) Beim geschlüpften Barsch, der ein Dauerschwimmer ist, ist es klar, dass

die Brustflossenbewegungen keine Atemhilfsbedeutung haben, sie helfen höchstens beim Schwimmen mit. Sie sind übrigens trotzdem auch bei seltener Ruhe des Tieres möglich. Für die Periode im Ei seien wieder unsere drei Bedingungen geprüft:

1. Die erste Bedingung ist nach dem oben zitierten Satz von Schindler weitgehend erfüllt.
2. Darüber, ob eine Regulierung des Brustflossenrhythmus im Ei vorkommt, besitze ich leider keine Beobachtungen.
3. Bei der dritten Bedingung sind wir in der schon bekannten Situation. Wieder sind es nicht die Brustflossen allein, die eine Strömung im Ei erzeugen. Denn schon vor deren Tätigkeit und noch während etwa vier Tagen nach ihrem Beginn, rühren starke Krümmungsbewegungen des Embryos die Eiflüssigkeit immer wieder um; erst in den letzten zwei Tagen vor dem Schlüpfen werden sie seltener und schwächer, und schwingen die Brustflossen fast ständig, unabhängig von jenen. Wir stehen wiederum vor der Tatsache, dass die Milieuerneuerung auf der Dottersackoberfläche schon grösstenteils durch einen anderen Mechanismus besorgt wird, und dass die Brustflossen diesen Vorgang nur noch unterstützen können, dass aber keine biologische Notwendigkeit dazu vorhanden zu sein scheint. Somit ist die 3. Bedingung nicht oder nur andeutungsweise erfüllt.

Aus diesen Überlegungen ergibt sich die gleiche Schlussfolgerung wie bei der Forelle und beim Hecht. Ähnliches gilt übrigens auch für die Brustflossenbewegungen im Ei bei der Forelle, bei der zudem die Eiflüssigkeit einen relativ sehr geringen Raumanteil einnimmt.

Ich habe oben schon darauf hingewiesen, dass Kryzanovsky (1934) einen Zusammenhang zwischen Dottersackgefässnetz und Brustflossenbewegungen zu sehen geneigt ist: „Es ist möglich, dass die Brustflossen in der Mehrzahl der Fälle als Hilfsorgane eine Bedeutung haben: sie unterstützen den Atmungsprozess durch ihre rhythmischen Bewegungen, die eine ununterbrochene Erneuerung des Wassers um den Dottersack hervorrufen. Es ist möglich, dass sich hierin eine Erklärung findet, warum die grossen und beweglichen Brustflossen sich unter den Larven mit reich entwickeltem Dottersackgefässystem oder bei den Larven mit äusseren Kiemen

vorfinden.“ (p. 40/41.) Nun haben wir aber eben an den Beispielen der Forelle, des Hechtes und des Barsches gesehen, dass dieser Korrelation offenbar nicht die grosse Bedeutung zukommt, wie es auf den ersten Blick den Anschein hat.

Nach den teils negativen, teils mehr indifferenten Ergebnissen unserer Diskussion über eine erste mögliche Bedeutung der frühen Brustflossenbewegungen als Atemhilfseinrichtung fragt es sich, ob sie vielleicht eine andere spezielle Bedeutung haben. Wir wollen diese Frage nur noch am Brustflossenrhythmus der 1. Phase bei der Forelle zu beantworten suchen. Mir scheint hier nur eine Möglichkeit noch ernstlich in Betracht zu kommen, das ist eine zweite Atemhilfsfunktion, nämlich zur Unterstützung der Kiemenatmung Diese ist denkbar z. B. im Sinne einer „Ventilierung“ der letzten Kieme, die anfänglich vom Kiemendeckel, der lange die Kiemenhöhle hinten nicht verschliesst, nur wenig bedeckt ist; oder im Sinne einer sofortigen Wegschaffung des austretenden, verbrauchten Atemwassers, das wohl auch Endprodukte des N-Stoffwechsels enthält. Eine genaue Auseinandersetzung, die aber nicht mehr unternommen sei, würde wahrscheinlich auch hier wieder zu ähnlichen Feststellungen wie bei der ersten Diskussion führen. Vor allem kann auch hier nicht von Anpassung gesprochen werden.

Sucht man nach weiteren Bedeutungsmöglichkeiten, so stösst man meiner Meinung nach nur noch auf solche von sehr untergeordneter und zweifelhafter Art. Daher nur stichwortartig aufgezählt seien:

1. Unterstützung der Blutzirkulation, die durch den Dottersackkreislauf zusätzlich belastet ist, durch die rhythmischen Bewegungen selbst.
2. Stimulation des übrigen Zentralnervensystems, ähnlich den Atembewegungen, die nach Kostojanc und Bekbulatov (1936) bei Adultfischen u. a. a. für den Tonus des Zentralnervensystems verantwortlich sein sollen.
3. Stoffwechselphysiologische Bedeutung der rhythmischen Muskelkontraktionen für die Dotterverarbeitung, da die erste Phase und die Übergangsphase zeitlich ungefähr mit der Dottersackphase der Forelle zusammenfallen (Beziehung zwischen Kohlehydrat- und Eiweisstoffwechsel ?).

Ich glaube darum hinsichtlich der Bedeutung des von uns untersuchten Phänomens behaupten zu können, dass die 1. Phase des Brustflossenrhythmus der Forelle nicht

als Anpassungserscheinung zu verstehen ist, sondern dass sie eine völlig zweckfreie Erscheinung zu sein scheint, ein „Organisationsmerkmal" (von Bertalanffy). Es sind zwar Andeutungen vor allem einer Atemhilfsfunktion s. lat. vorhanden, diese scheint aber keiner biologischen Notwendigkeit zu entsprechen und mehr zufälligen Charakter zu haben.

Ähnliches ist von den frühen Brustflossenbewegungen beim Hecht, Barsch und wahrscheinlich anderen Arten zu sagen. Gerade ein Vergleich der frühen Brustflossenbewegungen von Forelle, Hecht und Barsch zeigt, dass sie unter den verschiedensten biologischen Aussenbedingungen auftreten und dass sie daher kaum mit Anpassung zu „erklären" sind.

Es ist daher denkbar, dass die frühen rhythmischen Bewegungen der Brustflossen, ähnlich wie ihre frühe Entwicklung allgemein (von Einzelheiten abgesehen) Ausdruck eines bestimmten craniocaudalen, physiologischen Gradienten im Zentralnervensystem sind. Nach dieser Auffassung würden ihre nervösen Elemente einfach durch die unmittelbare Kopfnähe früh funktionsbereit und zugleich in den für ihre Tätigkeit nötigen Erregungszustand versetzt, ohne dass eine Zweckmässigkeit oder Anpassung dahinter gesucht werden muss. In den speziellen Unterschieden hätten wir dann blosse Indikatoren für die arttypischen Strukturen und Zustände im Zentralnervensystem und deren Entwicklungsänderungen.

Vielleicht ist anhangsweise ein kurzer Vergleich mit der Bedeutung der Brustflossen bei der Forelle in der zweiten Phase ihrer Bewegungen nicht ganz uninteressant. Über diese kann wohl das Gleiche gesagt werden, was Haempel (1913, p. 12) für die Fische allgemein schreibt: „Die paarigen Flossen der Fische, Brust- und Bauchflossen, spielen für die Schwimmbewegung selbst eine ziemlich untergeordnete Rolle. Ihre Bedeutung als Steuerapparate ist indes nicht zu unterschätzen, indem sie dem Körper eine steigende oder fallende Richtung geben. Ausserdem dienen beide Flossenpaare zur Erhaltung des Gleichgewichts..." Die Forelle benutzt zudem beim Ruhen auf der Unterlage die Brustflossen als Stützen. Obwohl auf diesem Stadium die Bedeutung der Brustflossen und ihrer Bewegungen einigermassen klar feststellbar ist, so scheint sie doch biologisch von untergeordneter Bedeutung zu sein, indem die Brustflosse auch hier in erster Linie „Organisationsmerkmal" ohne grossen Anpassungswert geblieben ist.

4. Die morphologische Bewertung des Schlüpfzustandes bei Forelle und Hecht.

In der Einleitung habe ich darauf hingewiesen, dass unter den höher entwickelten Grossgruppen der Wirbeltiere, die sonst durchwegs durch eine sekundäre direkte Entwicklung (Begriff s. unten) ausgezeichnet sind, die Teleostier in der Ontogenese vereinzelt echte Larvenmerkmale oder Andeutungen von solchen aufweisen. Solche Unterschiede im Entwicklungstypus dieser Gruppe mögen z. T. die Unsicherheit in der Bezeichnung der frisch aus dem Ei geschlüpften Teleostierstadien erklären. Die meisten Autoren nennen diese „Larven". Andere hingegen sind vorsichtiger bei der Anwendung dieses Begriffes. So schreibt Haempel (1913): „Die jungen Fischchen pflegt man allgemein als Larven zu bezeichnen... Als echte Fischlarven können wir... nur... ansprechen: ... die des Aales *(Anguilla)* und jene der Plattfische (Pleuronektiden)." (p. 120.) „Was nun die Jugendformen aller anderen Fische betrifft, so ist man eigentlich keineswegs berechtigt, sie als echte Larven anzusehen, wenngleich sie sich in mancher Weise von den erwachsenen Tieren unterscheiden." (p. 122.)

Es scheint aber noch ein anderer Grund für jene Unsicherheit in der Bezeichnungsweise vorhanden zu sein. Das ist das Fehlen eines wirklich objektiven Kriteriums in der bis vor kurzem allgemein gültigen Definition der Larve (= ein beim Verlassen der Eihüllen oder des Mutterkörpers dem Adulten mehr oder weniger unähnlichen Stadium). 1941 traten Geigy und Portmann diesem Mangel durch eine schärfere morphologische Fassung der Metamorphose entgegen (Definition s. weiter unten). Daraus ergibt sich auch sofort eine klare Definition der Larven (= „Entwicklungsstadien, die auf Embryonalstadien folgen, sich von ihnen aber durch besondere transitorische Bildungen („Larvenorgane") unterscheiden, deren Funktion in diese Entwicklungsperiode fällt" (p. 736)).

Geigy und Portmann bestätigen die oben zitierte Auffassung von Haempel und nennen eine Entwicklung, wie sie den meisten Teleostiern eigen ist, wegen der Komplizierung des embryonalen Teiles der Ontogenese durch die Ausbildung besonderer transitorischer Dotterorgane „sekundäre direkte Entwicklung" oder „Entwicklung mit abhängigen Embryonen" (Dotterversorgung der Embryonen durch den Mutterkörper).

Am Beispiel der Forelle und des Hechtes werden wir nun in einem etwas allgemeineren Rahmen den speziellen Beitrag der frühen Brustflossenbewegungen zu diesem Problemkreis zu diskutieren versuchen.

Forelle: Sie zeigt im Schlüpfzustand einerseits noch typisch embryonale Merkmale, wie z. B. den protocerken Saum, den Dottersack (als typischen Embryonalanhang), andererseits aber auch schon Jungtiermerkmale, wie das Vorhandensein der Mund- und Kiemenöffnung und, in physiologischer Hinsicht, der Atembewegungen. Meist sind die Jungtiermerkmale erst in Andeutungen (z. B. Anlagen der Unpaarflossen) oder ersten Entwicklungsstadien (z. B. Pigmentierung) vorhanden. Aber, und dies ist besonders wichtig, wir finden keine Bildungen, die zusätzlich und transitorisch, also larval, wären. Demnach gehört die Forelle zu den Formen mit (sekundärer) direkter Entwicklung. Diese führt ohne Metamorphoseerscheinungen 1½—2 Monate nach dem Schlüpfen (bei 8°) zu dem Zustand eines richtigen Jungfisches. Zu diesem Zeitpunkt ist der Dotter verschwunden, die Körpergestalt ist adultähnlich, die Pigmentierung ist zum Juvenilkleid der Forelle geworden (Pomini, 1939, p. 390). Bei unserer Wachstumsanalyse verschiedener Organe haben wir gesehen, dass das relative Wachstum der untersuchten Organe um jene Zeit sukzessive mehr oder weniger isometrisch wird (s. Abb. 5), zuerst bei der Brustflosse (bei 26 mm langen Tieren), am spätesten beim Operkel (bei ca. 34 mm langen Tieren), der allerdings schon vorher nur schwach positiv allometrisch zunahm. Adultähnlich werden auf diesem Stadium auch die Brustflossenbewegungen und das allgemeine Verhalten. Die Forelle ist zum Jungfisch geworden und scheint mehr oder weniger ihre endgültige Lebensform erreicht zu haben. Als eines der ersten Anzeichen hierfür können wir u. a. das Eintreten der Brustflossenbewegungen in die 2. Phase ansehen.

Die Zeit vom Schlüpfmoment an (eigentlich schon von einem Stadium im Ei an, wo der äussere Atemapparat funktionsbereit wird (Körperlänge 10—11 mm)) bis zum Erreichen des adultähnlichen Jungfischstadiums ist eine transitorische Entwicklungsperiode, die durch ein in seinen Anteilen sich ständig änderndes Nebeneinander von Embryonal- und Jungtiermerkmalen ausgezeichnet ist, nicht aber durch Larvenbildungen. Daher ist die

Bezeichnung „Larve“ für dieses Zwischenstadium nicht zulässig. Berechtigter scheint die Benennung „Jugendform“ zu sein, obwohl man auch hier auf Schwierigkeiten stösst wegen des (abgestuften) embryonalen Gepräges dieses Stadiums. Eine solche Diskussion gehört aber nicht mehr zur Aufgabe dieser Arbeit. Vielmehr haben wir in diesem Zusammenhang ein anderes Problem zu erörtern.

Wir haben in der Einleitung darauf aufmerksam gemacht, dass es angesichts der dort skizzierten Ontogeneseverhältnisse bei den Teleostiern theoretisch nicht von vorneherein ausgeschlossen ist, auch bei den sich anscheinend eindeutig direkt entwickelnden Formen noch Andeutungen larvaler Merkmale finden zu können. Eine solche glaubt man auf den ersten Blick im Brustflossenrhythmus der 1. Phase bei der jungen Forelle vor sich zu haben. Denn einerseits sind diese Bewegungen der zudem sehr gross erscheinenden Brustflossen nicht mehr als embryonal zu bezeichnen, andererseits aber scheinen sie in ihrem Wesen ganz von denjenigen der Jung- und Adultfische (2. Phase) abzuweichen.

Wir wollen daher auf Grund unserer Beobachtungen zu analysieren versuchen, ob sie irgend welchen larvalen Charakter besitzen oder ob sie sich doch in das Gesamtbild einer direkten Entwicklung einfügen. Einer solchen Analyse legt sich aber zunächst eine grosse Schwierigkeit in den Weg. Denn die Kriterien, die Geigy und Portmann (1941) (und Geigy (1941)) für eine indirekte Entwicklung mit Larvenstadien geben, sind mehr oder weniger rein morphologischer Art. In unserem Falle handelt es sich jedoch um physiologische Erscheinungen, die zur Diskussion stehen. Doch lohnt sich ein solcher Versuch, weil er vielleicht abklären kann, ob auch physiologische Merkmale zur Einordnung irgend einer tierischen Ontogenese herangezogen werden können oder nicht.

Wir werden so vorgehen, dass wir an Hand der drei Hauptprozesse, die von Geigy und Portmann (1941, p. 736) als hinreichende Bedingungen für eine echte Metamorphose angegeben werden, zu entscheiden versuchen, ob beim Brustflossenrhythmus solche Metamorphoseerscheinungen auftreten oder nicht. Wenn wir nämlich keine Metamorphose bei den Brustflossenbewegungen aufzeigen können, dann kann auch der Brustflossenrhythmus der 1. Phase nicht als „larval“ bezeichnet werden.

Die drei Hauptprozesse, auf die jede echte Metamorphose zurückgeführt werden kann, sind:

1. „... Abbau bestimmter Körperpartien oder Organe...; ... die transitorischen, larvalen Bildungen."
2. „... Neuaufbau gewisser Partien aus Anlagen, die bisher in embryonalem Zustand verharrten und nun zur Entwicklung und Ausdifferenzierung kommen. ... die adulten Bildungen (...)."
3. „... Weiterbestehen gewisser Partien, die sich durch die Metamorphose „hindurchretten", sie überdauern und in den adulten Organismus übernommen werden, entweder ohne sichtbare Begleiterscheinungen oder nach Überwindung einer inneren Krisis (...) ... die von Anfang an definitiven larvo-adulten Bildungen." (Geigy, 1941, p. 484.)

Bei einer direkten Entwicklung haben wir keine solche Umwandung, sondern eine allmähliche Weiterentwicklung.

Da die Metamorphose ihrem Wesen nach ein Gestaltungsvorgang ist, dürfte es, wie gesagt, nicht leicht sein, diese morphologischen Kriterien auf physiologische Vorgänge allgemein zu übertragen. Zudem sind Funktionen nicht immer so leicht abzugrenzen wie Strukturen. Eine solche Übertragung soll daher nur an diesem ganz speziellen Beispiel des Brustflossenrhythmus versucht werden.

Was zunächst noch die morphologische Entwicklung der Brustflosse anbetrifft, so entspricht sie, rein qualitativ betrachtet, einer direkten Entwicklung. Nicht so einfach verhält sich das relative Wachstum der Flosse. Die eingeschaltete isometrische Wachstumsetappe gibt der 1. Phase einen gewissen Eigenwert, der dem oberflächlichen Blick etwas „Larvales" vortäuschen könnte. Aber hier lassen sich die obigen Kriterien (Abbau, Weiterbestehen, Neuaufbau) nicht einfach anwenden, schon besonders deshalb nicht, weil vorläufig über die kausale Seite dieses Wachstums nichts ausgesagt werden kann. Die Frage nach der Bewertung dieses isometrischen Wachstums muss also offen gelassen werden, wenn sie nicht voreingenommen beantwortet werden soll.

In der Entwicklung der Bewegungen der Brustflossen fällt uns eine Phase auf, die den Anschein einer „Metamorphose" derselben macht, nämlich die Übergangsphase (der „Ruherhythmus" der 1. Phase wird scheinbar „abgebaut", und die eigentlichen lokomotorischen Bewegungen der 2. Phase „aufgebaut"). Diese ist also die kritische Phase, die wir einer Überprüfung hinsichtlich der drei

genannten Bedingungen unterziehen müssen, unter denen wir aber unser Hauptaugenmerk fast ausschliesslich auf die 1. Bedingung zu richten brauchen; denn bei der Suche nach larvalen Merkmalen ist zunächst das Ausschlaggebende, ob während einer bestimmten Entwicklungsperiode etwas abgebaut wird. Aus unseren Beobachtungen ergibt sich nun Folgendes:

Das Abnehmen und allmähliche Verschwinden des in der 1. Phase ununterbrochen tätigen „Ruherhythmus" der Brustflossen (= Rhythmus am ruhigen Tier) während der Übergangsphase hat auf den ersten Blick den Charakter eines Abbaus einer transitorischen, larvalen Funktion (1. Bedingung). Aber die genauere Beobachtung der Brustflossenbewegungen während ihrer Entwicklung lässt erkennen, dass diesem scheinbaren Abbau weniger ein Verschwinden entspricht als vielmehr ein Hinzukommen von etwas Neuem. Denn was in der 2. Phase verschwunden ist, ist nur der Brustflossenrhythmus am *ruhigen* Tier. Sobald sich dieses bewegt, taucht der Rhythmus an sich wieder auf, jedoch unter veränderten und ständig wechselnden Bedingungen, da er jetzt ganz in das allgemeine Lokomotionssystem eingeschaltet ist. M. a. W. wird also der Rhythmus an sich nicht abgebaut, sondern er bleibt, wenn auch z. T. nur in funktionsbereitem Zustand (ohne in Erscheinung zu treten), weiterbestehen. Dadurch aber, dass er in den allgemeinen Bewegungsapparat eingebaut wird, kommt er in völlige Abhängigkeit „höherer" Zentren, was am ruhigen Tier sogar zur vollen Hemmung führt. Diese ganzen Änderungen, die während der Übergangsphase an den Brustflossenbewegungen vor sich gehen, scheinen mir in übertragenem Sinn am ehesten einer „Differenzierung" derselben vergleichbar. Die Aufbauprozesse, die dazu führen, fügen sich aber ganz in den Rahmen einer direkten Entwicklung.

Mehr Beweiskraft für die Auffassung, dass der Brustflossenrhythmus der 1. Phase keine transitorische, larvale Erscheinung ist, und dass ein eigentlicher Abbau derselben nur vorgetäuscht wird, haben die von Holst'schen Versuche (s. p. 477 ff.). Wir haben gesehen, dass, wenn den dort untersuchten Fischen (unter denen zwar die Forelle nicht vertreten war) das Zentralnervensystem in der vorderen Medulla durchschnitten wurde, verschiedene Flossen dieser „Medullafische", u. a. a. die Brustflossen, nach Überwindung des Operationsschockes mit der Zeit spontan und

ununterbrochen bis zum Tode des Tieres rhythmisch zu schlagen begannen. Wir haben schon früher damit die Brustflossenbewegungen der 1. Phase verglichen. Wäre der Rhythmus wirklich „abgebaut" worden, könnte er nicht wieder in alter Form hervorgerufen werden, wenn auch die Bedingungen, unter denen dies eintritt, etwas künstliche sind.

In diesem Zusammenhang ist nicht ganz unbedeutend, dass der „Ruherhythmus" am Ende der Übergangsphase nicht dadurch verschwindet, dass seine Frequenz null wird, obwohl sie abnimmt, sondern durch Nullwerden der Amplitude.

Endlich seien noch die experimentellen Ergebnisse am Brustflossenrhythmus herangezogen, um an ihnen unsere Frage zu prüfen:

1. Die Versuche über die Beeinflussung der Frequenz des Brustflossenrhythmus durch M.S. 222 (p. 440 ff.) zeigen zunächst nur Entwicklungsänderungen physiologischer Art am Ende der 1. Phase und während der Übergangsphase an wobei sie zugleich eine quantitative Trennung beider Phasen zu ermöglichen scheinen. Da über den genauen Ansatzpunkt dieses Narkotikums noch nichts bekannt ist, kann das obige Resultat vorläufig zu unserer Frage in dieser Hinsicht nicht viel beitragen. Aber der Vergleich mit den Atembewegungen hat den hier wichtigen Tatbestand ergeben, dass in der Frequenzbeeinflussung bei beiden Rhythmen eine gewisse Parallelität im Durchschnitt vorhanden ist. Dies scheint immerhin zu zeigen, dass nichts im Verhalten der Frequenz des Brustflossenrhythmus gegenüber M.S. 222 auf eine zusätzliche, larvale Eigenschaft schliessen lässt; sonst müssten wir ja auch dem Atemrhythmus in einem gewissen Grade larvale Züge zubilligen, was sehr unwahrscheinlich ist. Es scheinen vielmehr zu dieser Zeit immer noch ganz allgemeine Entwicklungsvorgänge im Nervensystem vor sich zu gehen, die nichts mit Metamorphose zu tun haben. Auf solche Prozesse weisen auch früher kurz erwähnte Versuche mit M.S. 222 hin, aus denen sich ergab, dass die Bestimmung derjenigen Konzentration des Narkotikums, in der gerade noch durch Klemmen der Schwanzspitze eine Bewegungsreaktion bei den kleinen Forellen ausgelöst werden kann, in

der 1. Phase relativ unsicher und erst in der Übergangsphase eindeutig wird.

2. Die CO_2-Versuche, aus denen beim Brustflossenrhythmus im Gegensatz zu den Atembewegungen praktisch keine Frequenzänderung bei CO_2-Zusatz zum Wasser resultierte, sind insofern hier wichtig, als sie zeigen, dass der Brustflossenrhythmus der 1. Phase nicht für eine oben als sehr zweifelhaft erkannte Atemhilfsfunktion mit einer speziellen Frequenzregulierung von transitorischem, larvalem Charakter ausgestattet ist.

Wie ja überhaupt aus unserer Bedeutungsanalyse hervorgeht, ist es nicht möglich, eine bestimmte biologische Bedeutung der Brustflossenbewegungen der 1. Phase glaubhaft zu machen. Auch von dieser Seite her scheint nichts auf Larvenstruktur hinzudeuten.

Was schliesslich die geringen Änderungen in der Temperaturabhängigkeit der Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen anbetrifft, so lassen sie keine Schlussfolgerungen zu unserer Frage zu. Denn die physiologischen Vorgänge, die die Frequenz des Rhythmus und die Form ihrer Temperaturabhängigkeit bedingen und wahrscheinlich sehr komplexer Natur sind, sind noch ganz unbekannt.

Aus dem Gesagten muss man schliessen, dass der Brustflossenrhythmus der 1. Phase keine zusätzliche transitorische, also larvale Tätigkeit ist, da er ja später nur überdeckt wird, ohne wirklich verschwunden zu sein. Er scheint auch kein Merkmal an sich zu haben, das man als larval bezeichnen könnte. Daher kann die Übergangsphase nicht als „Metamorphoseperiode" bewertet werden. Sie scheint eher einer „Differenzierungsphase" der Brustflossenbewegungen gleichzukommen, indem der primär gegebene, monotone Rhythmus in den umfassenderen, allgemeinen Lokomotionsapparat eingebaut wird, unter dessen neuen Systembedingungen er ständigen Modifikationen unterworfen ist. Die 1. Phase hat noch fast embryonalen, wenigstens weitgehend „undifferenzierten" Charakter und ist in gewissem Sinne fast vergleichbar einer Organanlage. Die Änderungen während der Entwicklung der Brustflossenbewegungen fügen sich daher in den Rahmen einer direkten Entwicklung ein.

Hecht: Da wir beim Hecht auch einige genauere Beobachtungsdaten besitzen, wollen wir versuchen, die Bewertung der frühen Brustflossenbewegungen ebenfalls auf diese Art auszudehnen.

Der Hecht schlüpft auf rein embryonaler Stufe aus dem Ei: Mund- und Kiemenöffnung sind noch nicht durchgebrochen, im protozerken Saum sind noch keine Andeutungen der unpaaren Flossen vorhanden, die Brustflossen sind noch vollständig ruhig, ein relativ grosser Dottersack, als typischer Embryonalanhang, ist vorhanden. Die Schwimmbewegungen des Rumpfes sind allerdings schon weitgehend koordiniert. Als embryonal kann vielleicht auch die diffuse Blutverteilung auf dem Dottersack gedeutet werden. Nur ein Organ macht eine Ausnahme: die Haftpapillen am Kopf. Diese ermöglichen die hängende Lebensweise während der anfänglichen Ruheperiode und sind zusätzlich und transitorisch (sie beginnen erst etwa 10—12 Tage nach dem Schlüpfen abgebaut zu werden). Es handelt sich also um ein vereinzeltes, ganz isoliertes Larvenmerkmal im Entwicklungsgang des Hechtes, der sonst in morphologischer Hinsicht durchaus direkt verläuft. Hier haben wir also wieder einen jener Fälle mit larvalen Andeutungen in der Ontogenese, die wir als seltene Ausnahmen da und dort unter den Teleostiern erwarten dürfen.

Was nun den Brustflossenrhythmus anbetrifft, so setzt er, wie wir gesehen haben (p. 464) normalerweise 3—5 Tage nach dem Schlüpfen der Tiere ein. Ist er einmal vorhanden, dann ändert er sich seinem Wesen nach nicht mehr in der Entwicklungsperiode, während der ich die Hechte beobachtete (in Einzelfällen war mir dies bis zu ca. 35 mm Körperlänge möglich, bei der sie der äusseren Gestalt nach schon mehr oder weniger richtige Jungfische geworden sind). In dieser Hinsicht tritt also nicht wie bei der Forelle eine Phase ein, die oberflächlich einer Metamorphose gleicht. Was sich hingegen in jener Zeitspanne geändert hat, sind die zentralen Beziehungen des Rhythmus. Wir haben gesehen, dass anfänglich eine gewisse physiologische Beziehung zum Atemrhythmus besteht (s. p. 465), und dass nach der Ruheperiode der Tiere die Brustflossenbewegungen weitgehend mit den Rumpfbewegungen gekoppelt zu sein scheinen.

In Bezug auf die Eigenschaften der Brustflossenbewegungen haben wir also in den letzten Tagen der Ruheperiode der Hechte

wieder eine Phase, die oberflächlich Andeutungen von Metamorphoseerscheinungen zu zeigen scheint, indem hier eine Eigenschaft des Brustflossenrhythmus scheinbar „abgebaut“ wird, eine andere „neuaufgebaut“. Bei näherer Prüfung verhält es sich aber ähnlich wie in der Übergangsphase bei der Forelle. Diese Kopplung mit den Rumpfbewegungen bedeutet auch wieder die Einbeziehung des Rhythmus in den allgemeinen Lokomotionsapparat, der erst um diese Zeit ständig in Funktion zu treten beginnt, während er vorher nur sporadisch tätig war, und der später offenbar noch allmählichen Änderungen zentralnervöser Art unterworfen ist. Was nun die vorangegangenen Beziehungen zum Atemrhythmus betrifft, so stellen sie Erscheinungen dar, die sehr wahrscheinlich auf bestimmten zentralnervösen Bedingungen auf diesem Entwicklungsstadium beruhen. Es ist denkbar, dass das Atemzentrum in der Medulla, die wohl auf diesem Stadium in erster Linie als Quelle des nötigen Erregungszustandes für den Rhythmus angesehen werden muss, auf diesen Prozess der Erregungssteigerung einen gewissen Einfluss hat. Darauf deuten gerade jene Beobachtungen über die leichte Frequenzsteigerung der Atembewegungen vor dem Einsetzen der Brustflossenvibrationen hin (p. 465 unten).

Ein Vergleich mit den Medullafischen ist schwierig, da im allgemeinen „bei ihnen nach dem Eingriff die Atmung erlischt. In einer Reihe von Fällen traten aber unvollkommene, seltene Atembewegungen (der Kiemendeckel) später wieder auf, und zwischen diesen und den Flossenrhythmen zeigten sich deutliche Beziehungen.“ (VON HOLST, 1939 *a*, p. 290.) Nach Beobachtungen an Medullapräparaten von Haien hält es VON HOLST für „wahrscheinlich, dass das periodische spontane Ein- und Aussetzen der Flossenrhythmen unter gewissen Bedingungen, auch bei unseren Präparaten unmittelbar auf medullären Einflüssen beruht.“ (p. 291.) Wir haben schon früher den immer wieder unterbrochenen Brustflossenrhythmus des jungen Hechtes mit solchen pausenbildenden Rhythmen verglichen.

Obwohl wir gerade auf Grund ihrer variierenden Tätigkeit den frühen Brustflossenbewegungen beim Hecht gewisse Andeutungen einer Atemhilfsfunktion, die aber keiner biologischen Notwendigkeit zu entsprechen scheint (s. p. 486/488), nicht vollständig absprechen konnten, so weist doch nichts an ihnen auf larvale Eigenschaften hin. Die Situation ist die ähnliche wie bei der Forelle.

Die beschriebenen Erscheinungen beim Hecht können entweder als dauernde Eigenschaften angesehen werden, die normalerweise vollständig verdeckt werden durch die Einbeziehung des Brustflossenrhythmus in den Gesamtbewegungsapparat, oder aber als Begleiterscheinung von Entwicklungsprozessen und damit verbundenen Zustandsänderungen im Zentralnervensystem. So oder so spricht nichts gegen eine direkte Entwicklung.

VIII. ZUSAMMENFASSUNG

1. Der ununterbrochene Brustflossenrhythmus der frisch geschlüpften Forelle gewinnt besonderes Interesse, da er auf den ersten Blick eines der bei Teleostiern sehr seltenen larvalen Merkmale darzustellen scheint.

2. Rhythmische Brustflossenbewegungen beginnen bei der Bachforelle schon im Ei, ca. 14 Tage vor dem Schlüpfen, beim Herausnehmen des Embryos aus dem Ei bereits 3 Tage früher. Im Ei sind die Bewegungen meist immer wieder unterbrochen.

3. Erst ausserhalb des Eies, natürlicherweise nach dem Schlüpfen der jungen Bachforellen, setzt ein ununterbrochener Brustflossenrhythmus ein. In Bezug auf dessen Entwicklung beim geschlüpften Tier habe ich drei Phasen unterschieden: 1. Phase, Übergangsphase und 2. Phase. Ihre Eigenschaften finden sich in der Übersicht auf p. 439 zusammengefasst.

4. Für die Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen bei der Bachforelle werden einige experimentelle Daten gegeben:

a) Ihre Beeinflussung durch M.S. 222 ändert sich im Laufe der Entwicklung, z. T. parallel derjenigen der Atemfrequenz. In einer 0,025—0,03‰ Lösung dieses Narkotikums macht die mittlere Frequenz an der Grenze 1. Phase—Übergangsphase einen Sprung von ca. 330 auf 270 min^{-1} bei 15°.

b) CO_2 beeinflusst die Brustflossenfrequenz im Gegensatz zur Atemfrequenz praktisch fast nicht (Anstieg um durchschnittlich 2½% gegen 14% bei den Atembewegungen).

c) Die Temperaturabhängigkeit der mittleren Brustflossenfrequenz wurde für drei Entwicklungsstadien ermittelt. Im Gegensatz zum Atemrhythmus steigt das Q_{10} nie über 2 und die obere Temperaturgrenze wird ohne vorheriges Absinken der Frequenz erreicht.

5. Das relative Längenwachstum der Brustflosse der Bachforelle ist ausgezeichnet durch eine isometrische Wachstumsetappe, die vor dem endgültigen isometrischen Wachstum zwischen zwei stark positiv allometrische Etappen eingeschaltet ist und den anderen wachsenden Körperteilen fehlt. Diese verschiedenen Phasen fallen zeitlich weitgehend mit den unterschiedenen Phasen der Brustflossenbewegungen zusammen.

6. Weitere Fischarten (s. Inhaltsverzeichnis) wurden auf ihre frühen Brustflossenbewegungen hin beobachtet. Nur die junge Barbe hat keinen „Ruherhythmus". Im übrigen ist das Erscheinungsbild des Brustflossenrhythmus durch seine inneren Beziehungen und durch die allgemeinen Begleitumstände von Art zu Art sehr verschieden. Das Besondere bei der Forelle wurde auf p. 473 unten zusammengefasst.

7. Zur Ergänzung der Beobachtungsergebnisse werden diese in einigen allgemeinen Betrachtungen diskutiert.

a) Der Entwicklungsvorsprung der Brustflossen gegenüber den Bauchflossen wird als Norm der Mehrzahl der Teleostier erkannt.

b) Ausgehend von der von Holst'schen Theorie wird als Hypothese versucht, die physiologischen Grundlagen für die 1. und 2. Phase der Brustflossenbewegungen bei der jungen Bachforelle zu skizzieren. Der Unterschied zwischen beiden Phasen wird mit demjenigen zwischen Medulla- und intaktem Fisch verglichen.

c) Es wird nachzuweisen versucht, dass der Brustflossenrhythmus bei der frisch geschlüpften Forelle nicht als Anpassungserscheinung verstanden werden und dass ihm keine wirkliche biologische Bedeutung zugesprochen werden kann. Die gleiche Situation ergibt sich für die frühen Brustflossenbewegungen beim Hecht und Barsch.

d) Endlich wird zu beweisen versucht, dass die Frühphase der Brustflossenbewegungen bei Forelle und Hecht keinen larvalen Charakter hat und sich also der in morphologischer Hinsicht (mit der einzigen Ausnahme der Haftpapillen des jungen Hechtes) direkten Entwicklung der beiden Arten einfügt.

IX. VERZEICHNIS DER ZITIERTEN LITERATUR

930. Andersen, K. Th. *Die Abhängigkeit der Herzschlagzahl und der Atembewegungen bei Knochenfischen von der Keimlingsgrösse und der Temperatur.* Z. vergl. Physiol., 11.

912. Babák, E. *Die Synchronie des Atem- und Herzrhythmus bei den Fischembryonen und der Einfluss der Temperatur.* Folia neurobiol., 6.

921. —— *Die Mechanik und Innervation der Atmung.* Handb. vergl. Physiol. (von H. Winterstein), Bd. I, 2. Hälfte.

1922. Beccari, N. *Lo scheletro, i miotomi e le radici nervose nella regione occipitale degli avanotti di Trota.* Arch. ital. Anat. Embriol., 19.

1934. Beebe, W. *Deep-sea fishes of the Bermuda oceanographic expeditions.* Zoologica (New York), 16.

1921. Demoll und Wohlgemuth. *Einiges über die Lebensbedingungen der Forellenbrut.* Biol. Zbl., 41.

905. Ehrenbaum, E. *Eier und Larven von Fischen.* Nordisches Plankton, Zool. Teil, Bd. 1.

890. Fatio, V. *Faune des Vertébrés de la Suisse.* Vol. V: Poissons, 2e partie.

941. Geigy, R. *Die Metamorphose als Folge gewebsspezifischer Determination.* Rev. suisse Zool., 48.

941. Geigy, R. und Portmann, A. *Versuch einer morphologischen Ordnung der tierischen Entwicklungsgänge.* Naturw., 29.

931. Grodzinski, Z. *Die Blutgefässentwicklung in der Brustflosse der Gattung Salmo.* Bull. int. Acad. pol. Sci., Cl. math. et nat., S. B II.

913. Haempel, O. *Fische.* Handb. Biol. d. Wirbelt. (Von M. Hilzheimer.)

895. Harrison, R. G. *Die Entwicklung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier.* Arch. mikr. Anat., 46.

906. Hein, W. *Zur Biologie der Forellenbrut.* I. Allg. Fisch.-Ztg., 31.

1939*a*. VON HOLST, E. *Die relative Koordination als Phänomen und Methode zentralnervöser Funktionsanalyse.* Erg. Physiol., 42.

1939*b*. —— *Entwurf eines Systems der lokomotorischen Periodenbildungen bei Fischen. Ein kritischer Beitrag zum Gestaltproblem.* Z. vergl. Physiol., 26.

1921. HYMAN, L. H. *The metabolic gradients of vertebrate embryos. I. Teleost embryos.* Biol. Bull., 40.

1937. KOSTITZIN, V. A. *Biologie mathématique.* (Coll. A. COLIN.)

1936. KOSTOJANC, Ch. S. and BEKBULATOV, T. I. *Comparative study of the importance of respiratory rhythm for the condition of the central nervous system.* C. R. Acad. Sci. U.R.S.S., 4.

1926. KRONFELD, P. und SCHEMINSKY, F. *Beiträge zur physikalisch-chemischen Biologie der Forellenentwicklung. 2. Wachstum, Dotterresorption und Wasserhaushalt.* Roux' Arch., 107.

1934. KRYZANOVSKY, S. G. *Die Atmungsorgane der Fischlarven (Teleostomi).* Zool. Jb., Abt. Anat. Ontog., 58.

1942. LEGHISSA, S. *Le basi anatomiche nella evoluzione del „comportamento" durante lo sviluppo embrionale e post-embrionale di Trota (Salmo fario, irideus e lacustris).* Z. Anat., 111.

1939. POMINI, F. P. *Ricerche sullo sviluppo delle Trote italiane. 3. Stadi larvali e primi stadi postlarvali della Trota di rusciello (Salmo fario L.).* Arch. zool. ital., 27.

1923. REMANE, A. *Pisces.* In: Biologie der Tiere Deutschlands. (Von P. SCHULZE.)

1932. ROTHLIN, E. *M.S. 222 (lösliches Anästhesin), ein Narkotikum für Kaltblüter.* Schweiz. Med. Wschr., 62.

1935. SCHINDLER, O. *Zur Biologie der Larven von Barsch (Perca fluviatilis L.) und Hecht (Esox lucius L.).* Verh. dtsch. Zool. Ges.

1914. TAYLOR, M. *The development of Symbranchus marmoratus.* Quart. J. micr. Sci., 59.

1937. TEISSIER, G. *Les lois quantitatives de la croissance.* Actual. sci. et ind., 455.

Tome 52, nº 23. — Décembre 1945.

Institut de Zoologie de l'Université de Neuchatel.
Directeur: M. le Prof. J. G. Baer.

Un Temnocéphale nouveau, *Temnocephala handschini* n. sp. de la Nouvelle Guinée.

par

Jean G. BAER

Avec 8 figures dans le texte.

Vivant associés à des Crustacés d'eau douce distribués sur trois continents, les Temnocéphales forment un matériel intéressant pour l'étude des problèmes zoogéographiques. Leur présence passe la plupart du temps inaperçue et leur trouvaille est par conséquent fortuite. Il est cependant possible de les rencontrer dans les musées, au fond des bocaux renfermant des Crustacés, à condition que le liquide conservateur dans lequel ceux-ci sont immergés n'ait pas été renouvelé trop fréquemment ni de façon trop consciencieuse !

Grâce à la complaisance de notre collègue, le professeur Ed. Handschin, conservateur au Musée d'Histoire naturelle de Bâle, nous avons pu examiner divers bocaux renfermant des Crustacés rapportés des grandes îles de l'Océanie. C'est ainsi que nous avons découvert, au fond d'un bocal renfermant les Parastacides *Paracheraps quadricarinatus* v. Mart. de la Nouvelle-Guinée néerlandaise, une nouvelle espèce de Temnocéphale que nous nous faisons un plaisir de dédier à notre collègue bâlois.

Temnocephala handschini n. sp. mesure 560 μ à 1,5 mm. de long jusqu'à la base des tentacules; la largeur maximum varie de 520 μ à 1,3 mm. Les cinq tentacules sont légèrement claviformes et repliés sur la face ventrale du Ver. L'organe de fixation situé à l'extrémité postérieure de la face ventrale a 172 à 250 μ de diamètre;

son bord antérieur ne recouvre pas le pore sexuel (fig. 1 et 2). L'épiderme est totalement dépourvu de pigment et ne présente nulle part de ciliature. Le caractère le plus saillant de cette nouvelle espèce est la présence, sur la face dorsale du Ver, de volumineuses papilles sensorielles, longues de 50 μ et dans lesquelles pénètrent

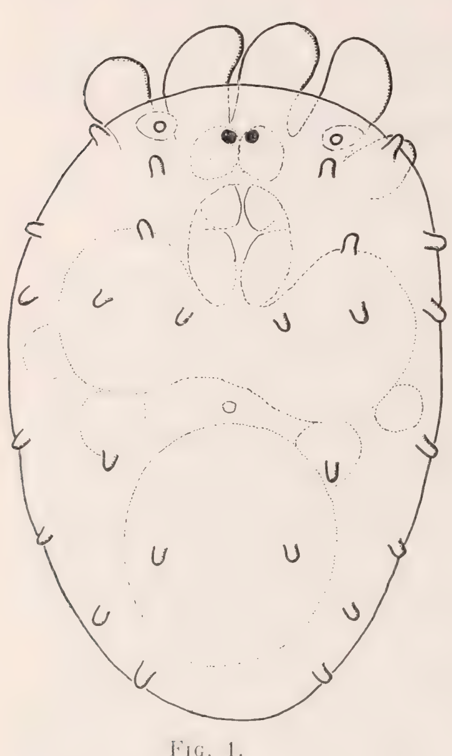


Fig. 1.

Temnocephala handschini n. sp.

Vue dorsale d'une préparation totale montrant les papilles sensorielles.

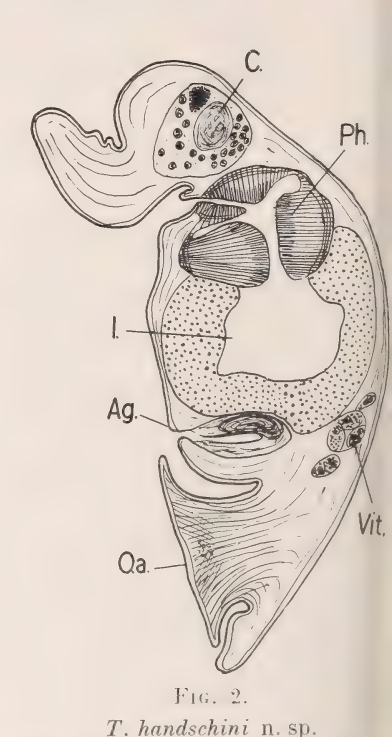


Fig. 2.

T. handschini n. sp.

Coupe sagittale: Ag, atrium génita[l]; C, cerveau avec l'œil; I, intesti[n]; O.a, organe de fixation; Ph, ph[a]rynx; Vit, glandes vitellogènes.

des fibres nerveuses (fig. 4). Ces papilles sont disposées de façon symétrique, suivant sept rangées transversales qui renferment en général quatre papilles chacune sauf la troisième rangée qui en renferme six et les deux dernières, deux chacunes. Il y a une certaine analogie entre ces papilles et celles décrites par Haswell (1893) chez *Craspedella spenceri* Hasw. et chez *Actinodactylella*

blanchardi Hasw., deux espèces qui diffèrent cependant totalement de la nôtre par leur anatomie. La face dorsale de nos plus grands échantillons est recouverte d'écailles, disposées régulièrement (fig. 5) et qui débordent les côtés latéraux du Ver (fig. 6). Ces écailles, formées par la sécrétion des glandes cutanées, atteignent chez cette espèce un développement exceptionnel. Chez d'autres espèces de Temnocéphales, *T. fasciata* Hasw. par exemple, la

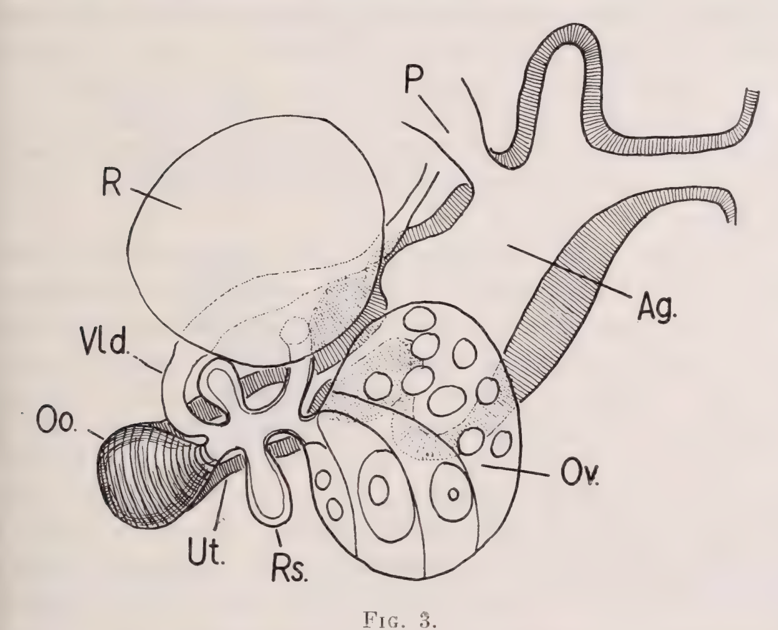


Fig. 3.

T. handschini n. sp.

Appareil sexuel femelle reconstitué d'après les coupes: Ag, atrium génital; Oo, ootype; Ov, ovaire; P, orifice mâle; R, vesicula resorbiens; Rs, réceptacle séminal; Ut, utérus; Vld, vitelloducte.

sécrétion des glandes cutanées forme à la surface de l'épiderme un revêtement d'épaisseur variable et à surface irrégulière mais qui n'atteint jamais l'épaisseur de celui que nous venons de décrire.

Les pores excréteurs sont situés à la face dorsale, à la hauteur environ des yeux (fig. 1) et en avant de la première rangée de papilles. Les yeux sont volumineux et renferment un pigment mélanique disposé en grains grossiers; ils sont enchâssés dans la partie supérieure du cerveau qui apparaît nettement sous forme de deux grosses masses ganglionnaires réunies par un entrelacis de

fibres commissurales (fig. 2). La bouche se trouve immédiatement en arrière du cerveau, à la face ventrale et le volumineux pharynx qui lui fait suite ressemble à celui de la majorité des espèces de Temnocéphales, c'est-à-dire que le sphincter postérieur est beaucoup plus développé que l'antérieur. Il débouche dans un intestin relativement volumineux, plus large que long et dont la paroi, épaisse, ne laisse deviner aucune limite cellulaire.

L'état de conservation de notre matériel ne nous permet pas d'affirmer la présence de glandes à rhabdites. Celles-ci paraissent exister néanmoins de chaque côté et en avant de l'intestin; leur contenu caractéristique se laisse deviner, mais a perdu sa colorabilité. Il en est de même des glandes situées dans la partie postérieure du Ver et qui déversent leur sécrétion à la surface de l'organe de fixation.

Il y a deux paires de testicules comme chez tous les Temnocéphales, la paire postérieure étant ici un peu plus volumineuse que la paire antérieure. Les canaux efférents débouchent dans une grosse vésicule séminale qui vient s'ouvrir dans l'appareil copulateur; une vésicule éjaculatrice (*vide* Baer, 1931, p. 16) se trouve vers la base de cet appareil dont la structure est simple (fig. 7). Il est formé par un entonnoir à parois chitineuses long de 138 μ et mesurant 12 μ de diamètre dans sa portion la plus évasée. L'extrémité distale de l'appareil copulateur présente une série de plis longitudinaux qui lui permettent sans doute de se dilater lorsque l'appareil est protracté et pénètre dans l'atrium génital. Les organes femelles sont de structure relativement simple comparés à ceux d'autres espèces. Il existe deux réceptacles séminaux dans la paroi de l'oviducte près de l'endroit où celui-ci débouche dans l'ootype et reçoit le vitelloducte (fig. 3). Celui-ci est impair, du moins sur les deux seules séries de coupes que nous possédons. De l'oviducte part un court canal qui le relie à une *vesicula resorbiens* de grande taille et dont la partie antérieure est en relation étroite avec l'intestin. Nous n'avons pas trouvé trace d'un canal génito-intestinal, même passager. L'utérus est court mais fortement musclé et présente un épaississement de sa paroi à l'endroit où il vient s'ouvrir dans l'atrium génital. Il semble y avoir des glandes unicellulaires autour de l'utérus mais l'état de notre matériel ne nous permet pas d'en fixer ni le nombre ni la topographie. Les œufs ont 600 μ de long sur 220 μ de diamètre; ils ont la forme de

petites massues fixées aux téguments de l'hôte par leur plus petite extrémité. Nous avons observé que ces œufs sont collés essentiellement sur les côtés de la caparace de l'hôte et qu'ils sont déposés en cercle dont le centre est occupé par le Temnocéphale lui-même.

Sur les pattes des échantillons de *Paracheraps quadricarinatus* que nous avons examinées se trouvent encore d'autres œufs de Temnocéphales mais qui appartiennent vraisemblablement à une autre espèce, que nous n'avons pu découvrir dans le bocal. Ces œufs

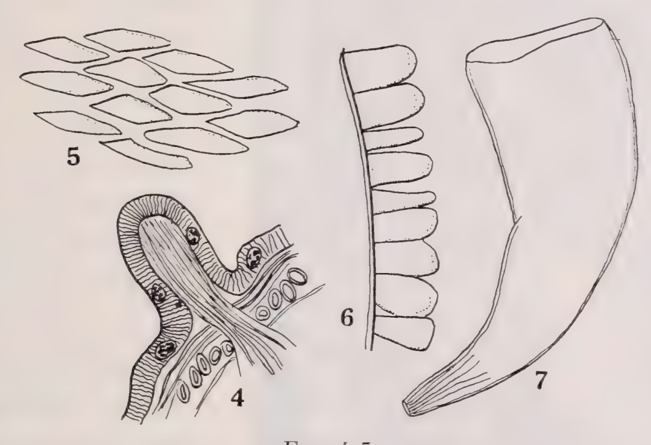


Fig. 4-7.
T. handschini n. sp.

4. Coupe longitudinale d'une papille sensorielle; 5. Aspect des « écailles » à la face dorsale; 6. « Ecailles » sur les côtés du Ver; 7. Organe copulateur mâle.

ne sont pas pédonculés comme ceux de *T. handschini* n. sp. mais sont fixés par l'un de leurs côtés sur les téguments du Crustacé; plus volumineux que les précédents, ils mesurent 700 μ sur 300 μ. Parmi les Temnocéphales connus, seuls *T. dendyi* Hasw., *T. fasciata* Hasw., *T. semperi* Weber et *Craniocephala biroi* Mont. possèdent des œufs fixés de cette façon. Les deux premières espèces n'ont été signalées jusqu'ici que sur des Parastacides australiennes; *T. semperi*, l'espèce qui présente la plus grande répartition géographique, se rencontre sur des Potamonides des Indes néerlandaises, des Célèbes et des Philippines ainsi que du Sud de la Chine; quant à *C. biroi*, cette espèce n'a été signalée que chez une Grapside, *Sesarma gracilipes* M. E. et c'est, jusqu'ici, la seule qui ait été découverte en Nouvelle-Guinée. Malheureusement aucun des œufs

fixés aux pattes du Crustacé ne contenait un embryon suffisamment développé pour pouvoir y reconnaître l'anatomie interne; le genre *Craniocephala*, contrairement à tous les autres Temnocéphales, possédant trois paires de testicules. Il nous est par conséquent impossible d'assigner les œufs trouvés sur les appendices des *Paracheraps* à une espèce connue de Temnocéphales. Nous signalons ces faits afin d'attirer l'attention des naturalistes explorateurs sur l'importance qu'il y a de ne pas conserver en vrac les Crustacés d'eau douce et surtout de ne pas changer le liquide conservateur sans s'être assuré de la présence éventuelle de ces organismes au fond du bocal.

Fig. 8.
Temnocephala novae-zelandiae Hasw.
Photographie d'une grande pince montrant les œufs et les Vers en place (pièce du Musée d'Histoire naturelle de Bâle).

Dans le même bocal où avaient été conservés les *Paracheraps* porteurs de *T. handschini* n. sp. se trouvaient encore un petit nombre d'une minuscule espèce, longue de 360 µ à 400 µ seulement, et que nous croyons pouvoir attribuer à *T. rouxi* Merton, déjà signalé sur *P. quadricarinatus* aux îles Aru. Pas plus que Merton, nous n'avons pu trouver les œufs de cette forme.

Dans la collection des Crustacés d'eau douce du Musée de Bâle, se trouve un exemplaire de *Paranephrops zelandicus* White dont les pinces sont couvertes d'œufs de Temnocéphales avec les Vers

eux-mêmes en place (fig. 8). Ici également, la ponte entoure le commensal et là où ceux-ci sont tombés il reste un cercle bien délimité, sorte de cromlech en miniature ! Il s'agit de l'espèce *T. novae-zelandiae* Hasw. dont les œufs se rencontrent normalement sur les grandes pinces de cette Ecrevisse, mais dont une photographie n'a encore jamais été publiée jusqu'ici[1].

Quoique associés de façon constante à des espèces déterminées de Crustacés dulçaquicoles, les Temnocéphales ne sont pas des parasites. Les observations de Chilton (1889), de Weber (1899) et de Merton (1913) faites sur ces Vers vivants, démontrent qu'ils sont capables de quitter leur hôte et de mener une existence indépendante. Chilton a réussi à conserver des exemplaires de *T. novae-zelandiae* en vie pendant plus de quatre mois dans un bocal d'eau avec quelques herbes. Leur nourriture consiste en petits Crustacés et Rotateurs dont on retrouve souvent les restes dans l'intestin du Ver. Les Temnocéphales peuvent même héberger des larves de Cestodes du type plérocercoïde appartenant au genre *Ichthyotaenia*, prouvant ainsi qu'ils ont mangé de petits Copépodes parasités et que ces larves se sont réencapsulées dans le parenchyme du Temnocéphale.

Lorsqu'on examine la répartition géographique de ce groupe, on constate que la grande majorité des espèces est associée à des Crustacés dulçaquicoles; seuls *T. jheringi* Hasw. a été trouvé dans la cavité du poumon d'un Mollusque aquatique sud-américain et *T. breviconis* Mont. à la surface du corps de Tortues d'eau douce brésiliennes. Il est probable que ces hôtes supports soient accidentels, car *T. semperi* a également été observé une fois aux Célèbes, dans la cavité pulmonaire d'un Mollusque non déterminé. Parmi les autres espèces, douze sont australiennes, une néo-zélandaise, trois océaniennes, une malgache, huit sud-américaines, deux asiatiques et une européenne. Ces trois dernières espèces appartiennent à un groupe distinct, nettement délimité des autres Temnocéphales.

La répartition géographique discontinue des hôtes apparentés ne peut s'expliquer que par leur origine commune et celle-ci doit par conséquent remonter à une époque où existaient encore, entre

---

[1] D'après Pereira et Cuocolo in Arq. Inst Biol. Sao Paolo, 1943, **12,** p. 101-127, 17 fig., cette espèce devient le type du nouveau genre *Temnohaswellia* Pereira et Cuocolo, 1941. Il ne nous a malheureusement pas été possible de consulter ce travail signalé dans le *Zoological Record* pour 1943.

les continents actuels, des communications terrestres indispensables puisque la mer constitue pour ces Crustacés une barrière infranchissable. Il n'est pas possible d'attribuer la parenté des hôtes à des phénomènes de convergence et, par conséquent, admettre qu'ils ne sont pas tous issus d'une souche commune, car si ce raisonnement pouvait se soutenir à la rigueur pour les Crustacés, il ne permettrait pas d'expliquer la présence, sur ceux-ci, des Temnocéphales dont la répartition géographique se superpose à celle de leur hôtes. Nous avons donc affaire ici à des commensaux qui sont associés à leurs hôtes depuis le début du Tertiaire en tout cas; ce commensalisme qui dure par conséquent depuis des centaines de siècles n'a pas évolué en parasitisme.

BIBLIOGRAPHIE

Tous les travaux cités se trouvent réunis dans:

Baer, Jean G. (1931). *Etude monographique du groupe des Temnocéphales.* Bull. Biol. France et Belgique, **65**, pp. 1-57, 3 fig., pl. I-V.

Tome 52, nº 24. — Décembre 1945.

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE.

Protoures de la Suisse

par

Hermann GISIN

Avec 7 figures dans le texte.

La systématique est une science malaisée; elle devient une tâche particulièrement ardue quand il s'agit de débrouiller, pendant une époque troublée, une situation complexe, alors qu'on est coupé de toute relation avec l'étranger.

La bibliographie sur les Protoures, quand même on l'aurait toute rassemblée, ne permet guère une détermination certaine des espèces. Cela vient de l'imprécision des descriptions publiées. Nous disposons d'excellents ouvrages morphologiques, mais nous gnorons la position systématique exacte des espèces décrites, qui sont sans doute fréquentes. Certes, elles ont été baptisées, ces formes, nais si les noms seuls décidaient, nous compterions onze genres le Protoures, au lieu des quatre bien établis !

Mon but a été l'étude faunistique de la Suisse, pays varié mais restreint. Après l'établissement des formes à distinguer, j'ai dû enter leur dénomination d'accord avec la littérature, puis décrire eur caractéristique et analyser leur diagnose; enfin j'ai désiré aider es spécialistes futurs en publiant les tableaux que j'ai été obligé de dresser pour mon propre usage.

HISTORIQUE. — La découverte des Protoures, due à SILVESTRI, ne date que de 1907. Depuis une quinzaine d'années nous savons qu'ils ne sont nullement si rares qu'on l'a cru longtemps. Pour le reste, je renvoie à l'historique publié par LERUTH (1939).

Quant à la faune suisse, mon maître, le professeur HANDSCHIN, est le seul qui ait étudié du matériel, savoir deux individus du ura vaudois (1920) et quelques-uns du Parc national suisse

(Tantermozza, 1929). J'ai revu ces spécimens; voici mes déterminations:

Eosentomon ribagai E. H. 1920 (nec Berlese) =
Eosentomon armatum Stach.

Acerentulus tiarneus E. H. 1920 (nec Berlese) =
Acerentulus filisensillatus n. sp.

Acerentulus tiarneus E. H. 1929 (nec Berlese) =
Acerentulus confinis alpinus n. subsp.

Matériel. — Depuis 1940, j'ai trié, sur des entonnoirs (système Berlese-Tullgren), environ un millier d'échantillons de terre d'un volume de un tiers à 1 dm³ chacun. Le tiers des échantillons contenait des Protoures, généralement en plusieurs exemplaires.

La majorité des prélèvements provient de la région NW de la Suisse: plaine et collines de Bâle, Jura bâlois, soleurois, bernois et argovien. J'ai examiné en outre un matériel abondant des localités suivantes: Plateau suisse: Genève, Vaud, Berne, Argovie, Zurich, Schaffhouse; Alpes: Parc national (Engadine), Lucerne, Kanderthal (Oberland bernois), Haut-Valais; Sion, Giornico (Tessin).

Principales régions suisses encore non explorées: Tessin méridional et vallées méridionales des Grisons, Bas-Valais, Alpes centrales et nord-orientales (Sæntis), Jura neuchâtelois.

Illustrations. — Pour chaque espèce je donne la figure schématique de la chétotaxie de l'abdomen et des tergites thoraciques. Les diagrammes représentent toujours le côté droit. Leur comparaison éclairera mieux le lecteur que de longs commentaires.

J'ai dessiné par contre les tarses I à la chambre claire et tous au même grossissement (350 ×); on n'a figuré, cependant, qu'une faible partie des poils.

Diagnoses différentielles. — Elles constituent une suite à la clef analytique et doivent justifier mes déterminations. J'ai tenu compte de toutes les espèces décrites de l'Ancien Monde, de l'Australie et de l'Amérique du Sud.

La nécessité de se référer aux travaux des devanciers me paraît

évidente. C'est ce que prouve la monographie de EWING (1940), qui fait entièrement abstraction de la méthode diagnostique des auteurs européens et dont les descriptions ne permettent pas de comparaison avec les nôtres. C'est pourquoi je dois laisser de côté la faune de l'Amérique du Nord.

Ces tableaux sont un premier guide aux futurs chercheurs qui trouveront dans la monographie de EWING et ici, mentionnées et en partie classées, toutes les espèces dénommées jusqu'en 1942 (voir note 1, page 531).

MESURES. — Je m'en tiens aux procédés de IONESCO, puisque c'est le seul auteur qui ait donné des indications précises sur la mensuration (1939). Tous les spécialistes n'ont probablement pas employé la même technique; il peut en résulter des discordances notables. On y pensera en comparant les données de la littérature.

Mesures de longueurs.

Tête: Diagonale céphalique (mesurée par le côté, de l'occiput à la bouche). (La largeur de la tête se mesure naturellement par la face dorsale ou ventrale.)

Rostre: (Dans le genre *Acerentomon.*) Mesuré en vue de côté; limite proximale: immédiatement en avant des bases des premiers poils céphaliques.

Tarse I: Crête dorsale.

Griffe I: Distance de l'extrémité à la base dorsale (et non selon la crête interne !).

Rapports.

Abréviations utilisées par différents auteurs:
Ll = Longueur divisée par la largeur de la tête,
LR = Longueur de la tête divisée par la longueur du rostre,
TR = Longueur du tarse I divisée par la longueur de la griffe I (!).

PRÉPARATION. — J'obtins l'étalement des Protoures par le chauffage ménagé dans l'acide lactique. Ce liquide me sert aussi pour les préparations définitives.

Ma reconnaissance va à mon collègue, M. le Dr E. Dottrens, qui a bien voulu revoir mon manuscrit français et calquer plusieurs de mes dessins.

A. CLEF DE DÉTERMINATION

des genres, espèces et sous-espèces trouvés en Suisse.

Genres:

1. Pattes rudimentaires des trois premiers segments abdominaux (I-III) biarticulées (grande coxa et petit télopodite). Méso- et métathorax pourvus de stigmates . . . *Eosentomon* Berlese

— Pattes rudimentaires I et II biarticulées, patte III uniarticulée et beaucoup plus petite. Stigmates absents. *Proturentomon* Silvestri

— Patte rudimentaire I biarticulée, II et III uniarticulées, petites. Stigmates absents (*Acerentominae* Womersley 1927*a*) . . 2

2. Labre petit ou invisible. . . . . *Acerentulus* Berlese

— Labre prolongé en rostre . . . . *Acerentomon* Silvestri. Une seule espèce jusqu'à présent en Suisse: *doderoi* Silv.

Genre Eosentomon Berl.

1. Tergite VII avec une rangée antérieure de 4 poils (sans compter les 2+2 poils pleuraux disposés l'un devant l'autre); tergite VI avec une rangée antérieure de 8 poils (fig. 1). *E. armatum* Stach

— Tergite VII... 2 poils; tergite VI... 6 poils. *E. armatum delicatum* n. subsp.

Genre Proturentomon Silv.

1. Taille environ 600-900 μ. 2 poils par rangée antérieure sur les tergites I-VI, tergite VII sans rangée antérieure. *P. minimum* (Berlese)

— Taille environ 1500 μ. 6 poils par rangée antérieure sur les tergites I-VIII. . . . . *P. montanum* n. sp.

Genre Acerentulus Berl.

1. Tarse I dépourvu de sensille en massue.
A. filisensillatus n. sp.

— Une sensille en massue implantée dans le premier tiers de la face dorsale du tarse I 2

2. Tarse I ne dépassant pas 80 μ de longueur. Pleurite IX avec 2 poils. Sternite VIII sans poils au bord postérieur.
A. tiarneus Berl.

— Tarse I dépassant 90 μ de longueur. Pleurite IX avec 1 poil. Sternite VIII avec 2 poils au bord postérieur . . . . . *a*)

a) Tergite VII: rangée antérieure de 6 poils; rangée postérieure de 16 poils . . . . . *A. confinis aureus* Ionesco.

— ... 4 poils; ... 14 poils (les microchètes entre les paires médiales-submédiales [1] des macrochètes manquent . . *b*)

b) Tergite VIII: rangée moyenne de 8 poils, les poils médiaux de cette rangée sont de tous les poils de ce tergite les plus rapprochés de la médiane (fig. 6).
A. confinis confinis Berl.

— ... 6 poils; les poils médiaux de la rangée antérieure sont les plus rapprochés de la médiane.
A. confinis alpinus n. subsp.

B. DESCRIPTIONS ET DIAGNOSES

Famille Eosentomidae Berlese 1909.

Genre Eosentomon Berlese 1908*a*, 1909.

Eosentomon armatum Stach 1927, em. Strenzke 1942.

(Fig. 1)

Diagnose différentielle.

1. Pseudoculi bien développés —
rudimentaires ou manquants (?): *jabanicum* Berlese 1912, Java.

[1] Médian = sur la médiane; médial = le plus rapproché de la médiane.

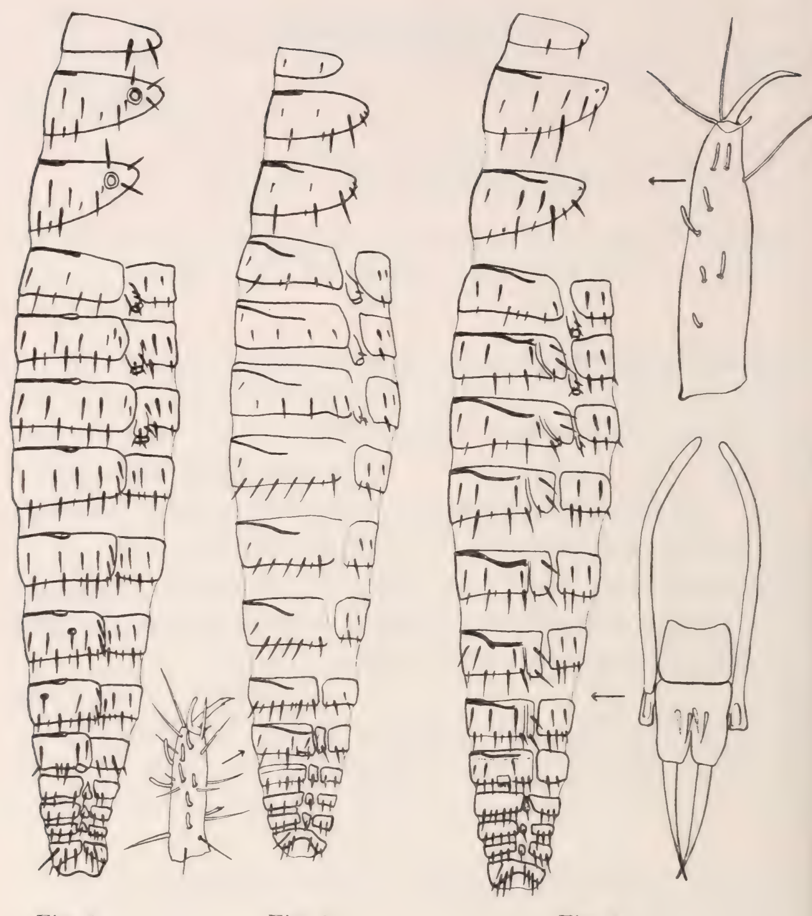


Fig. 1.

Eosentomon armatum Stach.

Chétotaxie: les deux poils qui manquent à la subsp. *delicatum* n. sont dessinés avec leur fossette d'insertion.

Fig. 2.

Proturentomon minimum (Berl.).

Chétotaxie. Tarse I, face externe.

Fig. 3.

Proturentomon montanum n. sp.

Chétotaxie. Tarse I, face externe. Armure génitale mâle.

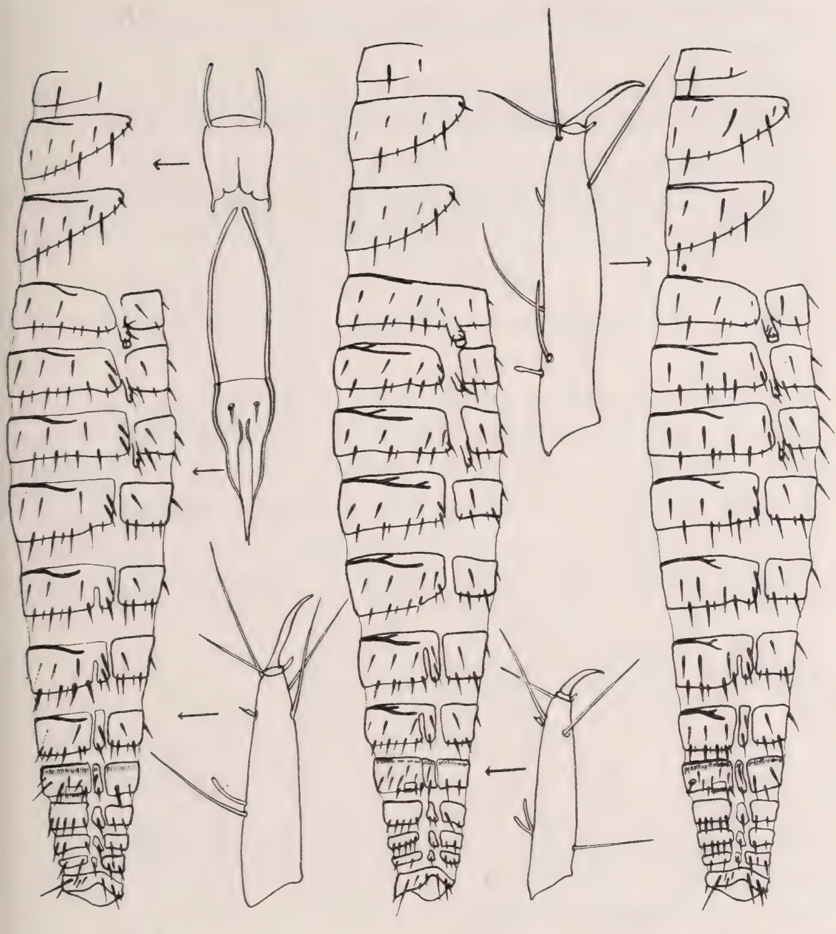


Fig. 4.

Acerentulus filisensillatus n. sp.

Chétotaxie: poils variables en pointillé. Tarse I, face externe. Armure génitale mâle et femelle.

Fig. 5.

Acerentulus tiarneus Berl.

Chétotaxie. Tarse I, face externe.

Fig. 6.

Acerentulus confinis Berl.

Chétotaxie: les deux poils supplémentaires de subsp. *aureus* Ionesco en pointillé; le poil manquant à subsp. *alpinus* n. dessiné avec sa fossette d'insertion. Tarse I, face interne.

2. Tarse I avec sensille en lancette insérée à la base dorsale de la griffe —

   sans: *transitorium* Berlese 1908*a*, 1909, Ionesco 1930*a*, Womersley 1927*b* et *ribagai* Berlese 1909, Ionesco 1930*a*, 1937*b*, Europe.

3. Tarse III avec épine subapicale dorsale, peu marquée —

   sans ou ayant passé inaperçu: *germanicum* Prell 1912, Allemagne [1], *westralensis* Womersley 1932 et *swani* Womersley 1932, Australie.

4. Sternites IX et X chacun avec une rangée de 4 poils —

   6: *spinosum* Strenzke 1942, Allemagne X et *forsslundi* Ionesco 1937*b*, Suède.

Description complémentaire. — Longueur totale: 1100-1450 μ. Tête: 120-152 μ de long sur 90-100 μ de large. Pseudoculus: 10-16 μ. Tarse I: 95-112 μ. Griffe I: 15-21 μ. L'appendice empodial atteint les trois quarts de la griffe I. Distance entre la sensille claviforme dorsale et la base tarsale: 45-50 μ. Chétotaxie: voir figure 1. En outre, conformité avec les figures: 1° de Prell (1913*a*, pour *Eos. germanicum*); 2° de Handschin (1920, tarse I, fig. 6, et armure génitale, fig. 7, pour *Eos. ribagai* E. H. nec Berlese); 3° de Strenzke (1942, tarse III, fig. 2)[2].

Stations. — Habitant assez régulier des sols plus ou moins acides du Jura, du Plateau et des Alpes suisses: forêts artificielles et naturelles de résineux, forêts de feuillus avec tendance à l'acidification du sol; tourbière à sphaigne. Dans le Jura jusqu'à 1200 m.; dans les Alpes, trouvé jusqu'à la limite de la forêt. Probablement dans toute l'Europe centrale.

Eosentomon armatum delicatum n. subsp.

Diffère de la forme principale par l'absence d'une paire de poils sur chacun des tergites VI et VII (voir clefs et fig. 1) et

---

[1] Nous devons à Prell (1913*a*) une belle monographie morphologique de cette espèce. Mais nous manquons de certains détails descriptifs pour lui assigner une place assurée dans la systématique, soit: épine dorsale de tarse III, chétotaxie des tergites V à VIII et des sternites IX et X. J'ai de sérieuses appréhensions que cette forme soit identique à *E. armatum*. Souhaitons que les « types » ne viennent jamais confirmer ce soupçon et nous bouleverser la nomenclature (priorité !).

[2] Les différences avec le dessin de Stach (1927) du tarse I proviennent vraisemblablement de la mauvaise conservation de l'unique exemplaire dont disposait cet auteur.

par les dimensions, en moyenne, un peu plus faibles (taille 1050-1300 μ).

Minimes, il est vrai, ces caractères importent par leur constance et leur coïncidence. J'ai trouvé de très rares spécimens intermédiaires: un individu avec les poils d'*armatum* sur tergite VII, de *delicatum* sur tergite VI; un autre portant le poil typique pour *armatum* seulement sur la moitié gauche du tergite VI. Ces exceptions ne font que confirmer la règle de la constance chétotaxique pour une espèce donnée.

La présente sous-espèce ne se rencontre pas dans les mêmes stations que l'espèce principale, sauf dans les rares biotopes intermédiaires. Car la nouvelle forme préfère nettement les terrains riches en calcaire: prairies et forêts de feuillus. Dans le Jura (jusqu'à 1300 m.) et sur le Plateau suisse, c'est le Protoure le plus commun, mais il ne manque pas dans les Alpes (val Plavna, Parc national, 2500 m., caussinet de *Silene acaulis*, calcaire). Vit même dans le sol de stations xérothermiques comme les éboulis calcaires, couverts de buis, au-dessus de Waldenburg (Bâle-Campagne).

Types: un holotype monté sur lame et plusieurs paratypes en alcool déposés au Muséum de Genève. Provenance: Aire-la-Ville (canton de Genève), altitude environ 380 m., forêts de feuillus et prairies.

Famille Acerentomidae Silvestri 1907, Berlese 1909.

Genre *Proturentomon* Silvestri 1909, Bagnall 1936.

Syn.: *Paraentomon* Womersley 1927*a*,
Meroentomon Womersley 1927*a*.

Proturentomon minimum (Berlese 1908*a*, 1909).

(Fig. 2.)

Syn.: *Paraentomon clevedonense* Womersley 1927*a* (syn. d'après Bagnall 1936).

Diagnose différentielle.

Tergite I à VI avec rangée antérieure de 2 petits poils —

le seul tergite VIII avec rangée antérieure de poils: *thienemanni*

Strenzke 1942 [Subgen. *Protentulus* Str.], Allemagne N. et *perpusillum*[1] Berlese 1909, Italie, ? Amérique N.

Description. — Longueur totale: 620-900 µ. Tête: environ 100 µ sur 55 µ. Pseudoculus: 8-10 µ. Tarse I: 40-50 µ, caractérisé par la présence de plusieurs poils sensoriels renflés. Griffe I: 14-16 µ. Griffes I et III avec une dent interne et une externe. Tergite VIII sans bande striée, mais avec peignes[2] à environ 7 petites dents. Pour le reste, voir figure 2.

Stations. — Espèce très rare. Bâle, altitude 320 m., prairie artificielle sèche, sur loess. *Salvia pratensis*; nid de *Lasius flavus*. 30.7.42, un exemplaire. — Blauen (Jura soleurois), altitude 600 m., pâturage ensoleillé très sec, sur calcaire. 6.9.42, dans un cas, un exemplaire, et dans l'échantillon de la partie la plus chèce, plusieurs exemplaires. — Töss (près Winterthur), altitude 530 m., pente ensoleillée sèche, lisière de forêt, pins, viornes, troènes, chênes, un exemplaire.

Connu d'Italie, d'Angleterre et d'Allemagne.

Proturentomon montanum n. sp.

(Fig. 3.)

Diagnose différentielle.

1. Sternite VII avec une rangée antérieure de 4 poils et une rangée postérieure de 8 poils, dont les 4 internes plus petits —

   r. ant. 6, r. post. 7 poils, dont 3 petits: *carpaticum* Ionesco 1930 *a*, Roumanie.

2. Les poils de la paire médiale de la rangée postérieure des tergites I à VI sont sensiblement plus petits que ceux de la submédiale. Tergite VII, rangée postérieure: un microchète entre chaque paire de macrochètes —

   ... pas plus petits. Un microchète seulement entre les macrochètes médiaux et submédiaux: *helenicum* Ionesco 1933, Grèce.

[1] Espèce placée provisoirement dans ce genre. Suivant Ewing (1940, p. 517), qui lui assigne un genre à part *(Microentomon)*, elle aurait les appendices abdominaux II uniarticulés, ce qui la rapprocherait des *Acerentulus*. Il faut attendre confirmation.

[2] Berlese les dit absents, mais il les dessine dans sa figure 10.

DESCRIPTION. — Longueur totale: 1500-1550 μ. Tête: 190 μ de long sur 98 μ de large, labre prolongé en petite dent triangulaire de 12 μ de long (compris dans la longueur de la tête). Pseudoculus: 17 μ. Poils fronto-médiaux: 10 μ, les occipitaux: 20 μ; distance entre les pseudoculi 53 μ. Tarse I: 102 μ, griffe I: 30-33 μ, appendice empodial: 3 μ. Sensilles du tarse filiformes, la première, qui est courte, à 40 μ de la base du tarse; les plus longs poils tarsaux: 50 μ. Griffes II et III fortes, avec une dent interne et une externe, leur appendice empodial atteignant le niveau de la dent interne. Tergite VIII sans bande striée, mais avec peignes distincts.

AFFINITÉ. — L'espèce paraît très voisine de *P. helenicum* décrite par IONESCO (1933). Il est vrai que les premiers travaux de cet auteur contiennent de nombreuses inexactitudes quant à la chétotaxie. Mais je constate des différences qui dépassent les possibilités d'erreur.

STATIONS. — Passwang (Jura bâlois), 930 m., pâturage maigre avec gentianes jaunes, sol calcaire, 13.7.41, quelques exemplaires. — Bölchen (Jura bâlois), 990 m., pâturage sec, sol calcaire, 20.10.40, plusieurs exemplaires. — Echallens (Vaud), 650 m., forêt artificielle de sapins, pente N. *Equisetum hiemale* et mousses, sable, 18.4.42, un exemplaire.

TYPES. — Un holotype monté sur lame et quelques paratypes en alcool déposés au Muséum de Genève. Provenance: Bölchen.

Genre ACERENTULUS Berlese 1908*b*.

Acerentulus filisensillatus n. sp.[1]

(Fig. 4.)

JUSTIFICATION. — Dans l'Ancien Monde on n'a pas signalé d'autre espèce dépourvue de sensille en massue sur le tarse I. En Amérique, cette particularité paraît se retrouver sur deux espèces: *aureitarsus* Ewing 1940 (apodèmes transversaux de l'abdomen

[1] (Note pendant la correction:) C'est probablement la race géographique dont parle CONDÉ (*Rev. franç. Ent.*, 1944, p. 40) à propos de sa nouvelle espèce *A. remyi*. J'ai malheureusement reçu ce travail trop tard. L'holotype de ma forme porte 6 poils dans la rangée antérieure du tergite VI; tarse I 82 μ, griffe I 33 μ.

incolores) et *oculatus* Ewing 1921*b* (dessus de la tête avec six sutures transversales).

Description. — Longueur totale: 900-1150 μ. Bien chitinisé, tout le corps jaunâtre. Tête: 145 μ sur 70-80 μ, dessus sans sutures. Pseudoculus ovale, 7 sur 9 μ. Tarse : 85-100 μ, griffe I: 30-40 μ de long et 3 μ de large, un peu élargie au milieu. Le plus long poil tarsal (distal externe): 56 μ. Sensille dorsale filiforme, régulièrement courbée, 16-22 μ de long et insérée à une distance de 38-42 μ de la base du tarse. Une autre sensille, beaucoup plus petite, en lancette, à 20 μ de l'apex du prétarse. Appendice empodial: 5 μ, droit. Griffes II et III avec une dent interne et une externe. Tergite VIII avec une bande striée et peignes d'une dizaine de dents. Chétotaxie caractéristique, surtout dans les rangées antérieures des tergites V à VII. Les poils médiaux de la rangée antérieure du tergite VI manquent souvent. De rares spécimens montrent une deuxième paire, médiale, de poils à la rangée antérieure du tergite VII (voir fig. 4).

Stations. — Quant à sa fréquence, c'est chez nous la troisième espèce, après *Eosentomon armatum* et *Acerentulus confinis*. Jura, Plateau et Alpes, le plus souvent dans diverses forêts: vallée de la Birse (Bâle), 300 m., forêt de charmes. — Querceto-Carpineta du canton de Genève (400 m.). — Hêtraies et forêts d'épicéas du Jura bâlois (500-1200 m.). — Stanserhorn, 1880 m., *Alnetum viridis* sur versant N. — Oberland bernois, 1700 m., sous *Rhododendron hirsutum* dans pâturage. — Une seule fois dans pâturage ouvert (Bölchen, 990 m., avec *Proturentomon montanum*). — Accompagne parfois *Acerentulus confinis confinis*.

Types. — Un holotype monté sur lame et quelques paratypes en alcool déposés au Muséum de Genève. Provenance: Versoix, 400 m. (canton de Genève), hêtraie de la pente dans la réserve du Faisan.

Acerentulus tiarneus Berlese 1908*b*, 1909.

(Fig. 5.)

Diagnose différentielle (par rapport aux espèces dont le tarse I ne dépasse pas 80 μ de longueur).

1. Tarse I: 70-80 μ —

n'atteignant pas 60 μ: *perpusillus* Berlese 1909 [1], Italie; *australensis* et *westralensis* Womersley 1932, Australie.

2. Styles apicaux de l'armure génitale femelle triangulaires, terminés en épine —

subcylindriques, terminés en petites pointes: *cephalotes* Berlese 1908*a*, 1909, Italie, cf. fig. 101 et 104 de Berlese 1909.

3. Rapport longueur tarse I sur longueur griffe I = 3,2-3,8 —

3,0: *tristani* Silvestri 1938, Costa-Rica; *tillyardi* Womersley 1932, Australie;
4,0: *capensis* Womersley 1931, Afrique S; *travassosi* Silvestri 1938, Brésil.

4. Apodèmes transversaux de l'abdomen faiblement courbés —

fortement courbés: *gracilis* Berlese 1908*b*, 1909, Italie, ? Angleterre, ? Allemagne; cf. fig. 78 et 79 de Berlese 1909 [2].

5. Tergite VII: rangée postérieure avec 14 poils —

16 poils, chaque macrochète accompagné latéralement d'un microchète: *trägårdhi* Ionesco 1937*b*, Suède.

Description. — Longueur totale: 930 μ (exemplaire de Reichenbach) et 1050 μ (exemplaire du Valais). Tête: 110 μ sur 65 μ (?). Pseudoculus: 9 μ. Chitinisation faible, seuls les neuf derniers segments ont des traces de teinte jaune. Tarse I: 73-80 μ. Griffe I: 20-25 μ. Sensille en massue: 9 μ de long et à 22 μ de la base du tarse, accompagnée d'une sensille spiniforme, qui lui est interne, de 12 μ de long; une petite sensille plus distale. Griffes II et III avec une dent interne et une externe. Tergite VIII avec une bande striée et des peignes. Armure génitale femelle correspond à la figure de Berlese (1909), styles triangulaires, terminés en épines. Chétotaxie, voir figure 5; le poil médial antérieur du tergite VII a été vu, dans les deux cas observés, légèrement asymétrique (d'un côté seulement ou médian ?).

Stations. — Forêt de pins sur Reichenbach (Oberland bernois, 900 m.), pente NE, 11.6.43, un adulte, quelques jeunes. — Sion

[1] Genre douteux, voir note 1, page 522.
[2] Dans l'explication des figures, Berlese (1909), par erreur, appelle cette espèce « *mediocris* » !

(Valais), à l'ombre de la ruine de Tourbillon, 550 m., prairie moussue, sol graveleux, 30.8.42, quelques spécimens.

Remarques. — Mes formes accusent bien les caractères relevés comme caractéristiques par Berlese pour *Ac. tiarneus*, soit: chitinisation faible, apodèmes peu courbés, habitat dans les Alpes. Je n'ai également trouvé que des femelles, mais de dimensions un peu plus petites que sur les spécimens italiens.

Berlese (1909) déclare incidemment (appendice, p. 167) que les *Ac. tiarneus*, *gracilis* et *cephalotes* manqueraient de peignes au tergite VIII. (Il les signale cependant comme « bien conformés » dans la description originale d'*Ac. cephalotes* (1908*a*; cf. note 1, page 522.) Sur mes exemplaires ces peignes sont présents, mais par suite de leur position latérale, leur faible chitinisation et leurs dents courtes, ils restent invisibles ou presque, du moins en examen dorsal; et c'est dans cette position que Berlese a généralement figuré les Protoures. On peut donc admettre qu'il s'agit d'une différence apparente. Je ne m'y arrête pas plus qu'à des divergences dans la chétotaxie, à laquelle Berlese n'a pas attaché une importance taxonomique.

Divers auteurs européens signalent cette espèce. Je doute qu'ils aient eu affaire à la même que Berlese. Seuls deux auteurs donnent des descriptions, d'ailleurs incomplètes, de spécimens qu'ils attribuent à cette forme: 1° Handschin (1920): la préparation microscopique m'a permis de déterminer *Ac. filisensillatus* n. sp.; 2° Strenzke (1942); la griffe de sa forme est relativement plus longue et la sensille en massue s'implante plus distalement: la chétotaxie du tergite VIII qu'il figure est différente. Personne n'a encore donné d'autres détails chétotaxiques.

Les différences avec les espèces *Ac. gracilis* et *trägårdhi*, imparfaitement connues, ont besoin de précisions.

Berlese estime que cette espèce constitue un sous-genre à part (*Acerella* Berlese 1909, p. 45).

Acerentulus confinis confinis (Berlese 1908*a*), 1909.

(Fig. 6.)

Diagnose différentielle (par rapport aux espèces à tarse I dépassant 80 μ de long).

1. Tarse I: 85-125 μ —

   132 μ: *sexspinatus* Womersley 1936, Australie;
   135 μ: *macrocephalus* Ionesco 1933, Yougoslavie.

2. Sternite VIII avec 6 poils —

   4 poils: *muscorum* Ionesco 1930*a*, Roumanie et *occidentalis* Womersley 1932, Australie.

Description. — Longueur totale: (1000)-1150-1500-(1600) μ. Bien chitinisé, jaunâtre; s'étale difficilement, même dans l'acide lactique chaud. Tête: (140)-155-160-(170) μ sur 75 μ, sans sutures dorsales. Pseudoculus: 9-12 μ. Tarse I: (85)-110-125 μ [1], griffe I: (21)-26-32-(36) μ, large de 3 μ. Appendice empodial: 3-4 μ, droit. Sensille en massue, 8-12 μ de long, distante de 24-28 μ de la base du tarse. Un peu plus haut une sensille dorso-interne, filiforme. Griffes II et III avec une dent interne et une externe. Apodèmes transversaux des tergites courbés, sur les segments V à VII bifurqués. Armure génitale femelle comme figurée par Berlese (fig. 101). Chétotaxie, voir fig. 6; le poil latéral des rangées antérieures des tergites II à V déplacé en arrière des autres de cette rangée.

Stations. — C'est l'espèce-type du genre et c'est la plus fréquente. — Bâle, prés secs. — Vallée inférieure de la Birse, jeune hêtraie, 290 m. — Schaffhouse. — Très répandue dans le Jura bâlois (360-1000 m.), forêts de feuillus et de résineux, pâturages. — Forêts mixtes du Plateau suisse (Argovie, 500 m., Berne, 1000 m.). — Stanstaad (lac des Quatre-Cantons, 440 m.), hêtraie. — Grisons: Scanfs, 1680 m., prairies; Il Fuorn, 1800 m., prairie grasse; Val del Botsch, 2200 m., éboulis calcaires humides.

Acerentulus confinis alpinus n. subsp.

Caractères distinctifs. — Diffère de la race principale par l'absence de la paire médiale des poils de la rangée moyenne sur le tergite VII et par l'habitat.

---

[1] L'observation de cette grande variabilité détruit un préjugé fâcheux dans la systématique des Protoures. La constance des mesures et des rapports n'est pas plus marquée dans cet ordre pu'ailleurs et leur amplitude varie elle-même avec les espèces.

Détails descriptifs. — Longueur totale: 1050-1150 μ. Tarse I: (107)-112-127 μ. Griffe I: (23)-25-30 μ. Sensille en massue distante de 24-38 μ de la base du tarse.

Stations. — Le plus commun des Protoures de la Basse-Engadine (Grisons), altitude 1750-2600 m. Exclusivement dans des sols plus ou moins acides, surtout forestiers où il remplace la race principale qui, à ces altitudes, vit uniquement dans les sols alcalins. Une seule fois, j'ai trouvé les deux races ensemble: souche de pin pourri, bois jaune en décomposition, sommet de Plan Possa (Parc national, 1900 m.).

Types. — Un holotype monté sur lame et des paratypes en alcool déposés au Muséum de Genève; des paratypes seront envoyés aussi au Musée du Parc national à Coire. Provenances: 1° Holotype: Scanfs, pente du Murtaröl, 1750 m., forêt d'épicéas, de mélèzes et de pins, humus acide; 2° Paratypes: God del Fuorn, Parc national, 1800 m., forêt de pins de montagne et de mélèzes.

Acerentulus confinis aureus Ionesco 1930.

Acerentulus aureus Ionesco 1930*a*.

Caractères distinctifs. — Diffère de la race principale par la chétotaxie du tergite VII (voir clef et fig. 6), par la distance entre la sensille en massue du tarse I de la base de ce tarse (33-35 μ contre 24-28 μ) et par l'habitat.

Remarques. — On constatera des différences entre mes données chétotaxiques et celles de Ionesco (1930*a*). Mais, en 1934, cet auteur reconnaît d'une façon générale que ses descriptions antérieures « ne sont pas exactes », et il décrit en détail la chétotaxie qu'il considère comme typique et constante pour le genre *Acerentulus*. C'est là une idée préconçue, et d'ailleurs Ionesco n'indique pas sur quelle espèce se fonde cette description. Il est toutefois fort probable qu'il s'agit d'*Ac. aureus*, « l'espèce d'*Acerentulus* la plus fréquente » (Ionesco 1930*a*, p. 5). C'est là-dessus que je me base.

Détails descriptifs:

	Echantillons de Bâle	Echantillons de Genève
Longueur totale . .	1375-1400 μ	1550-1600 μ
Tarse I	120-125 μ	103 μ
Griffe I	23 μ	28-29 μ

Stations. — Bâle, 280 m., prairie, sous-sol graveleux, un exemplaire; terre de jardin, un exemplaire. — Canton de Genève: Versoix, 420 m., aulnaie, plusieurs exemplaires; Verbois, 360 m., bosquet de saules, robinias et *Hippophae*, sol sablonneux, plusieurs exemplaires.

D'après Ionesco, dans des forêts de feuillus en Roumanie (850 m.) et Yougoslavie (1050-1100 m.).

Remarque. — On voit que c'est, à l'heure actuelle, la forme la plus problématique de notre faune, les spécimens étant peu fréquents et disparates.

Genre Acerentomon Silvestri 1907.

Acerentomon doderoi Silvestri 1907.

(Fig. 7.)

Berlese 1909, Strenzke 1942.

Diagnose différentielle:

A. *D'après la longueur relative du rostre.*

1. Rapport longueur tête sur longueur rostre = 3,6-4,5 —

2,8-2,95: *nemorale* Womersley 1927*a*, Angleterre et var. *maximum* Strenzke 1942, Allemagne.
3,2-3,4: *pinus* Womersley 1928*a*, Angleterre et *gallicum* Ionesco 1933, France.
4,7-6,33: *affine* Bagnall 1913, Womersley 1927*a*; *oblongum* Womersley 1927*a*, Angleterre; *robustum* et *mesorhinus* Ionesco 1930*a*, Roumanie; *campestre*, *romanicum* et *quercinum* Ionesco 1932*a*, Roumanie; *balcanicum* et *barei* Ionesco 1933, Yougoslavie.
6,4-6,8: *metarhinus* Womersley 1928*a*, Ionesco 1932*a*, Angleterre, Roumanie.
8,5-9,3: *microrhinus* Berlese 1909, Ionesco 1938*a*, Italie, Roumanie.

2. Les autres espèces rentrant dans cette catégorie sont:

maximum, *variatum*, *hayei*, *hyalinum* Ionesco 1933, France; *nippon* Yosii 1938, Japon; *bagnalli* Womersley 1927*a*, Angleterre et *agrorum* Womersley 1928*a*, Grande-Bretagne.

Sauf la dernière, imparfaitement connue, elles peuvent être classées à l'aide du tableau ci-dessous:

B. *D'après la chétotaxie abdominale*[1] *(pour les espèces où celle-ci est connue).*

a) Tergites II à VI sans poils médians —

avec poils médians dans les rangées antérieures et postérieures: *nippon* Yosii 1938, Japon.

b) Tergite VII sans poil médian —

un petit poil médian postérieur; poils externes de la rangée antérieure rapprochés du bord antérieur: *gallicum*, *maximum*, *variatum*, *hayei*, *hyalinum* Ionesco 1933, France.

c) Sternite I avec 4 poils dans la rangée postérieure —

3 poils: *bagnali*, *nemorale* Womersley 1927*a*, Angleterre.

d) Sternite VIII avec 2 poils postérieurs —

sans poils: *balcanicum*, *barei* Ionesco 1933; *robustum* Ionesco 1930*a*; *quercinum*, *campestre*, *romanicum* Ionesco 1932*a*, Balkans.

Description. — Longueur totale: 1400-1500 μ (Strenzke: 1890-1960 μ). Chitinisation forte. Tête: 180-200 μ sur 110 μ. Rostre: 42-45 μ, dépassé par les palpes labiaux (tête: rostre = 4,2-4,4: 1). Pseudoculus: 9-11 μ. Soies fronto-médianes: 40 μ, les occipitales: 18 μ. Tarse I: 100-125 μ, griffe I: 37-45 μ (tarse: griffe = 2,7-3,0: 1); les plus longues soies tarsales (distales): 65 μ. Appendice empodial: 3 μ. Une sensille dorsale en massue: 13 μ de long et insérée à 42-48 μ

[1] Ce classement est tenté ici pour la première fois. Le résultat est un groupement géographique, ce qui semble parler en faveur de l'utilité du caractère employé.

Fig. 7.

Acerentomon doderoi Silv.

Chétotaxie: poils supplémentaires inconstants en pointillé.
Tarse I, face externe.

de la base du tarse; une autre en lancette plus distale. Griffe II et III avec une dent interne et une externe. L'armure génitale du mâle conforme à la figure de Berlese. Chétotaxie, voir figure 7; anomalies observées: le sternite III porte quelquefois la même rangée antérieure que les sternites IV à VI. Tergite VII quelquefois avec un poil supplémentaire latéral entre les deux rangées.

Stations. — Forêts, surtout de résineux, du Jura, 420-950 m.: Blauen, Fringeli, hêtraies; Rehhag, Weissenstein, Reigoldswil, forêts de pins, d'épicéas ou de sapins, sols acides.

C'est l'espèce-type du genre, la plus fréquemment signalée.

C. BIBLIOGRAPHIE

La liste contient tous les travaux taxonomiques sur les Protoures du globe; de plus, toutes les publications, y compris les faunistiques, biologiques, etc., datant de 1930-1942. Elle complète donc la bibliographie donnée par Tuxen (1931), où on trouvera aussi le catalogue systématique le plus récent.

1939. Aubertot, M. *Présence d'un vaisseau dorsal contractile chez les Protoures du genre Acerentomon.* C. R. Acad. Sci. Paris, vol. 208, p. 120.

1913. Bagnall, R. S. *Acerentomon affine sp. n.* Ent. monthl. Mag., vol. 59, p. 173.

1936. —— *Notes on Protura I.* Ann. Mag. Nat. Hist. (Ser. 10), vol. 17, p. 210-213.

1908*a*. Berlese, A. *Nuovi Acerentomidi.* Redia, Firenze, vol. 5, p.16-19.

1908*b*. —— *Osservazioni intorno agli Acerentomidi.* Redia, Firenze, vol. 5, p. 110-122.

1909. —— *Monographia dei Myrientomata.* Redia, Firenze, vol. 6, p. 1-182.

1912. —— *Per la corologia dei Mirientomi.* Redia, Firenze, vol. 8, p. 321.

1942 [1]. Bonet, F. *Sobre algunos Proturos de México (Nota preliminar).* Ciencia, México, vol. 3, p. 14-17.

---

[1] Cette note préliminaire ne m'est connue que par le *Zoological Record.* Elle comprend la description d'un gen. n. et de deux sp. n., dont je n'ai pas pu tenir compte.

1921*a*. Ewing, H. E. *A second nearctic Species of Protura. Acerentulus barberi, new species.* Ent. News, vol. 32, p. 239-241.

1921*b*. —— *New Genera and Species of Protura.* Proc. ent. Soc. Wash., vol. 23, p. 193-202.

1924. —— *Florida Proturans.* Ent. News, vol. 35, p. 44.

1936. —— *Synonymy and Synopsis of the Genera of the Ordre Protura.* Proc. biol. Soc., Washington, vol. 49, p. 159-166.

1940. —— *The Protura of North America.* Ann. ent. Soc. America, vol. 33, p. 495-551.

1936. Frenzel, G. *Untersuchungen über die Tierwelt des Wiesenbodens.* Fischer, Jena.

1937. —— *Die Apterygoten des Glatzer Schneeberges. Teil II.* Beitr. Biol. Glatzer Schneeberges, H. 3, p. 294-321.

1936. Geijskes, D. C. *Verslag.* Tijds. Ent., vol. 79, p. 91.

1920. Handschin, E. *Jurassische Proturen. Acerentulus und Eosentomon aus dem Jouxtale.* Mitt. schweiz. ent. Ges., vol. 13, p. 81-87.

1926. —— *Myrientoma* in Schulze, P. Biol. Tiere Deutschl., Teil 25, p. 1-6.

1929. —— *Urinsekten oder Apterygota* in Dahl, F. Tierwelt Deutschlands, Teil 16, p. 3-6.

1929. Hilton, W. A. *Another Proturan from California.* J. Ent. Zool., Claremont, vol. 21, p. 131.

1930*a*. Ionesco, M. A. *Note sur quelques Protoures de Sinaia (Roumanie).* Bull. Sect. sci. Acad. roumaine, A. 13, p. 17-25.

1930*b*. —— *Contributions à l'étude de l'organisation et de l'œcologie des Protoures.* Bull. Sect. sci. Acad. roumaine, A. 13, p. 222-227.

1930*c*. —— *Contributiuni noui asupra faunei Proturelor din România.* Bulet. Soc. Stud. Natural. București, A. 1, 7 pp.

1932*a*. —— *Nouvelles contributions à la connaissance de la faune des Protoures en Roumanie.* Publ. Soc. Natural. România, București, nº 11, 11 pp.

1932*b*. —— *Quelques anomalies observées dans la chætotaxie des Protoures.* Publ. Soc. Natural. Romania, București, nº 11, p. 167-170.

1933. —— *Contributions à la connaissance de la faune des Protoures d'Europe.* Bull. Soc. zool. France, vol. 58, p. 107-120.

1933*a*. —— *La chætotaxie du genre Acerentomon.* Notationes biol., vol. 1, p. 6-13.

1934. —— *La chaetotaxie des genres Acerentulus et Eosentomon. Contributions à la connaissance de la morphologie des Protoures.* Bull. Soc. zool. France, vol. 59, p. 491-497.

1936. Ionesco, M. A. *Sur la taxonomie des Protoures (Apt.).* C. R. Acad. Sci. Roumanie, vol. 1, 5 pp.

1937*a*. —— *La chætotaxie des stades larvaires chez le genre Eosentomon (ord. Prot.).* Ent. T., vol. 58, p. 10-105.

1937*b*. —— *Contributions à la connaissance de la faune des Protoures de la Suède avec considérations sur les caractères spécifiques des Eosentomides.* Ent. T., vol. 58, p. 106-114.

1939*a*. —— *Pzetia sistematică a Proturelor.* Bulet. Soc. Natural. Român., Nr. 14, p. 41-49.

1939*b*. —— *Taxonomische Studien an Proturen.* Zool. Anz., Bd. 126, p. 148-153.

1934. Kseneman, M. *Sur les espèces du genre Pseudanurophorus, etc.* Acta Soc. Sci. natur. Moravicae, Brno, t. 9, nº 8, 12 pp.

1935. —— *Aptérygotes dans les environs des étangs de Lednice, II.* Zvlast. casopisu Narod. Musea, vol. 109.

1938*a*. —— *Beitrag zur Kenntnis der Apterygotenfauna des Krakicky Sneznik (Spiegelitzer Schneeberges).* Fol. ent., Brno, p. 105-117.

1939. Leruth, R. *Contribution à l'étude de la faune endogée et saproxylophile, III. Un ordre d'Insectes nouveau pour la faune belge : les Protoures.* Bull. Ann. Soc. ent. Belg., t. 79, p. 199-207.

1932. Mills, H. B. *Catalogue of the Protura.* Bull. Brooklyn Ent. Soc., vol. 27, p. 125-130.

1932. Økland, F. *Norske « halvinselter » (Protura).* Norsk ent. T., B. 3, p. 129-135.

1933. —— *Die Thysanuren, Entotrophen und Proturen des arktischen Gebietes. Fauna arctica,* vol. 6, p. 389-390.

1912. Prell, H. *Beiträge zur Kenntnis der Protura III. Gliederung und eigene Muskulatur der Beine von Acerentomon und Eosentomon.* Zool. Anz., vol. 40, p. 33-50.

1913*a*. —— *Das Chitinskelett von Eosentomon, ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers.* Zoologica, Bd. 25, H. 64, 58 pp.

1932. Remy, P. *Sur la faune détriticole des forêts.* C. R. Acad. Sci. Paris, vol. 194, p. 127.

1930. Sellnik. *Die Protura.* Schr. phys.-ökon. Ges. Königsberg, vol. 67.

1907. Silvestri, F. *Descrizione da un nuovo genere d'insetti apterigoti rappresentante di un nuovo ordine.* Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici, vol. 1, p. 296-311.

1909. —— *Descrizioni preliminare di varii Arthropodi, specialmente d'America, II. Nuova specie di Acerentomidae (Protura).* Atti R. Acad. Lincei (ser. 5), vol. 18, p. 7-10.

1938. Silvestri, F. *Prima contribuzione alla conoscenza dei Protura (Insecta) del Brasile e di Costa Rica.* Livro jub. Travassos. Rio, vol. 3, p. 441-445.

1927. Stach, J. *Eosentomon armatum n. sp., die erste in Polen gefundene Proture.* Spraw. Kom. fizjogr. Pol. Akad., vol. 61, p. 205-215.

1930. —— *Verzeichnis der Apterygogenea Ungarns.* Ann. Mus. nat. Hungarici, vol. 26, p. 269.

1942. Strenzke, K. *Norddeutsche Proturen.* Zool. Jb. (Syst.), vol. 75, p. 73-102.

1930. Tillyard, R. J. *The Evolution of the class Insecta.* Pap. Proc. R. Soc. Tasmania, p. 1-88.

1931. Tuxen, S. L. *Monographie der Proturen I. Morphologie nebst Bemerkungen über die Systematik und Oekologie.* Z. Morph. Oekol. Tiere, vol. 22, p. 671-720.

1931*a*. —— *Danske Protura.* Ent. Medd., vol. 17, p. 306-311.

1938. —— *Protura und Thysanura aus Island.* Vid. Medd. naturh. Føren. København, vol. 102, p. 19-25.

1934. Volz. P. *Untersuchungen über die Mikroschichtung der Fauna von Waldböden.* Zool. Jb. (Syst.), vol. 66, p. 153-210.

1927*a*. Womersley, H. *Notes on the British species of Protura with description of the new genera and species.* Ent. monthly Mag., vol. 63, p. 140-148.

1927*b*. —— *A Study of the Larval Forms of certain species of Protura.* Ent. monthly Mag., vol. 63, p. 149-153.

1928*a*. —— *Further notes of the British species of Protura.* Ent. monthly Mag., vol. 64, p. 113-115.

1928*b*. —— *Additional Notes on the Protura.* Ent. monthly Mag., vol. 64, p. 230-233.

1931. —— *A South African species of Protura.* Ann. S. Afr. Mus., vol. 30, p. 89-91.

1932. —— *A preliminary account of the Protura of Australia.* Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, vol. 57, p. 69-76.

1936. —— *A new species of Protura from Australia.* Ent. monthly Mag., vol. 72, p. 65-67.

1939. —— *On two new species of Protura from Iowa, U.S.A.* Bull. Brooklyn ent. Soc., vol. 33, p. 219-223.

1938. Yoshii, R. *The first Record of Protura from Japan* (japon.). Zool. Mag. (Japan), vol. 50, p. 398-400.

Tome 52, nº 25. — Décembre 1945.

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität Zürich.)

Hemmt oder fördert Colchicin die Zellteilung ?

(Nach Untersuchungen an in vitro gezüchteten Kaninchen-Fibrocyten.)

von

Otto BUCHER

Mit 3 Abbildungen im Text.

A.-P. Dustin hat in einer Reihe von Veröffentlichungen immer wieder die Ansicht vertreten, dass Colchicin die Teilungstätigkeit der Zellen anrege. Jede teilungsfähige Zelle müsste innert 8—9 Stunden nach der Colchicinapplikation mit der Bildung einer charakteristischen Teilungsfigur („mitose colchicinique") antworten; das Colchicin wäre somit infolge seiner die Mitose anregenden Eigenschaften ein ideales Mittel, um die karyokinetische Bereitschaft der Zellen — die sog. Karyokinesedrohung („imminence caryocinétique") — zu ermitteln.

Dustin ist von Tierversuchen ausgegangen. Es fiel ihm auf, dass einige Stunden nach der Colchicininjektion (0,025 mg einer Maus subcutan) an vielen Stellen des Körpers (Thymus, Lymphknoten, Lymphknötchen, Dünndarmdrüsen, Stratum germinativum der Haut und epithelialer Wurzelscheide der Haare, sowie auch in versch. Drüsen usw.) auffällig viele Mitosen gefunden werden können (Karyokinesewelle), und diese Anhäufung von Teilungsfiguren würde sich — so argumentierte Dustin — nicht allein dadurch erklären lassen, dass die Mitosen in der Metaphase

angehalten werden („Stathmokinesen"), sondern es brauche dazu noch die teilungsanregende Wirkung des Colchicins.

« En conclusion: l'arrêt, en métaphase brusquée, des mitoses provoquées par les poisons stathmocinétique est un fait incontestable; mais il est précédé par une phase préalable de vive excitation qui distingue ces poisons de ceux à action simplement inhibitrice de la division. C'est cette première phase qui donne à ces poisons leur haute portée biologique expérimentale, comme détecteurs de la sensibilisation à la division. » (A.-P. Dustin, 1938*b*.)

Wenn man bei derartigen Versuchen in bestimmten Zeitabständen nach der Colchicininjektion Probeexcisionen vornimmt oder die Versuchstiere tötet und dann nach histologischer Verarbeitung der geeigneten Organe die Mitosenzahlen bestimmt, dann erfahren wir eigentlich nur etwas über die Menge der in dem betreffenden Zeitpunkt sich gerade in Teilung befindenden Zellen. Die Zahl der in einem bestimmten Moment sichtbaren Mitosen ist aber, wie wir noch sehen werden, kein zuverlässiges Mass für die Intensität des Teilungsgeschehens.

Derartige Mitosenbestimmungen können wir auch an Gewebekulturen in vitro vornehmen, indem wir die gleichen lebenden Versuchskulturen vor und in verschiedenen Zeitabständen nach dem Zusatz der Colchicinlösung unter das Mikroskop legen und die sichtbaren Mitosen zählen. Viele solche Versuche mit Colchicin in Konzentrationen von 1: 10 Millionen bis 1: 1 Milliarde habe ich an Fibrocytenkulturen durchgeführt; einige auf diese Weise gewonnene Mitosenzahlenkurven sind in *Z. Zellforsch.*, 29 (1939), Seite 287 als Abbildung 1 bereits veröffentlicht, so dass ich hier, obschon in der Zwischenzeit viele weitere Versuche angestellt worden sind [1], von der Reproduktion weiterer Kurven absehen kann.

Die Versuche wurden durchgeführt an Reinkulturen von Kaninchen-Fibrocyten, die auf einem Deckgläschen in Blutplasma und Gewebeextrakt bei Körpertemperatur gezüchtet werden. Diese sog. Deckgläschenkulturen werden — Kultur nach unten — auf hohlgeschliffenen Objektträgern montiert. Einzelheiten über die Technik der Gewebezüchtung müssen in der betr. Fachliteratur nachgelesen werden.

Für meine Colchicinversuche wurde der Hohlschliff des Objekt-

[1] Vgl. auch Schweiz. med. Wschr. 1945, p. 715, Abb. 1.

trägers jeweilen mit der gewünschten Versuchslösung ausgefüllt und bei einer Gesamtversuchsdauer von ca. neun Stunden in bestimmten Zeitabständen die Zahl der sichtbaren Mitosen ermittelt.

Die Mitosenzählversuche an Gewebekulturen ergeben das Resultat, das nach den Tierexperimenten von DUSTIN und seinen Mitarbeitern (vor allem F. J. LITS, R. DELCOURT, L. HAVAS) zu erwarten ist, nämlich eine je nach der angewendeten Konzentration mehr oder weniger starke, nach einer gewissen Latenzzeit auftretende und mit der Versuchsdauer zunehmende Erhöhung der Zahl der sichtbaren Zellteilungsfiguren, sofern die zugesezte Colchicinkonzentration mindestens 1 : 60 Millionen beträgt. Konzentrationen von 1 : 80 Millionen bis 1 : 1 Milliarde haben, wie man durch andere Auswertungsmethoden besser feststellen kann, zwar immer noch einen Einfluss auf die Zellteilungen, führen aber im Tagesversuch nicht mehr zu einer Vermehrung der sichtbaren Mitosen. Mit diesen Mitosenzählversuchen an Gewebekulturen lässt sich aber so wenig wie durch die Tierversuche entscheiden, ob dieses vermehrte Auftreten von Karyokinesen wirklich durch eine teilungsfördernde Wirkung des Colchicins oder allein durch den von allen Untersuchern beobachteten Mitosenstopp in der Metaphase zustande kommt.

R. J. LUDFORD (1936), der auch an Gewebekulturen Versuche angestellt hatte, führte die Anhäufung von Teilungsfiguren vor allem auf den Mitosenstopp zurück, aber ohne die Möglichkeit einer die Teilungstätigkeit anregenden Colchicinwirkung ausschliessen zu können. E. TÖRÖ und J. VADASZ (1939) konstatierten eine Wachstumshelmmung durch Verlängerung der Teilungsdauer, während W. GAVRILOV und D. VON BISTRAM (1939) bei ihren Gewebekulturen zunächst eine erhöhte Teilungstätigkeit feststellen zu können glaubten. Nach J. VERNE und V. VILTER (1940) würden stärkere Konzentrationen den Beginn neuer Mitosen hemmen, schwächere Konzentrationen wären in bezug auf das Auftreten neuer Teilungen ohne Bedeutung, würden aber auch zu Stathmokinesen führen. R. TENNANT und A. LIEBOW (1940) fanden bei ihren Kulturen nicht nur keine Förderung, sondern eine Hemmung des Eintrittes in die Mitose. Also selbst unter den Forschern, die diese Frage mit Hilfe der Gewebezüchtung in vitro zu beantworten versuchten, findet man einander widersprechende Ansichten. H. LETTRÉ schliesslich, der selbst unter anderem auch mit Gewebekulturen gearbeitet hatte, verneinte eine die Teilungs-

tätigkeit anregende Wirkung des Colchicins: „Für die von DUSTIN angenommende Förderung der Zellteilung durch Colchicin besteht nach den Untersuchungen von BUCHER und von COHEN und BRUES kein experimenteller Anhalt" (1943, S. 467).

Eine eindeutige Antwort auf die Frage „Hemmt oder fördert Colchicin die Zellteilung ?" erhalten wir durch die mit Hilfe des Zeitrafferfilmes an Gewebekulturen durchgeführten Untersuchungen (vgl. auch O. BUCHER 1939, S. 289 ff.). Wir ersehen daraus, dass der mitotische Koeffizient, d. i. die Zahl der pro 100 Arbeitszellen im Verlauf einer Stunde neu beginnenden Mitosen, durch die Colchicineinwirkung leicht herabgesetzt, der Eintritt in die Mitose also nicht erleichtert, sondern sogar etwas gehemmt wird. Ferner nimmt — bei meinen Versuchsfilmen mit Colchicin 1 : 20 Millionen und 1 : 25 Millionen — die durchschnittliche Teilungsdauer zu, bis dann die Zellen ihre Teilung infolge der Blockierung in der frühen Metaphase überhaupt nicht mehr zu Ende führen können (sog. „Colchicineffekt"). Indem nun immer neue Zellen, wenn auch infolge des herabgesetzten mitotischen Koeffizienten mit etwas verminderter Geschwindigkeit, gewissermassen in die Teilung hineinmarschieren, hier aber — in der Metaphase, über welche sie bei den stärkeren Colchicinkonzentrationen nur selten hinausgelangen können — festgehalten werden, entsteht im Präparat eine starke Anhäufung von ‚Colchicinmitosen' (vgl. auch l. c., Abb. 2). Diese Anschoppung von gestoppten Zellteilungen, die von DUSTIN als Stathmokinesen bezeichnet wurden, hat aber mit einer Anregung des Teilungsgeschehens gar nichts zu tun. Das objektive Mass für die Teilungsintensität ist der mitotische Koeffizient, der nur durch die Filmauswertung genau bestimmt werden kann.

* * *

Wie verhalten sich nun die Zahl der in einem bestimmten Zeitpunkt ermittelten sichtbaren Mitosen und der mitotische Koeffizient zueinander? Ich habe die aus zwei normalen, ebenfalls aus dem Zürcher Anatomischen Institut stammen-

den Mitosefilmen (Kontrollversuche nur mit Zusatz von reiner Tyrode'scher Lösung) [1] gewonnenen Zahlen der am Ende jeder Stunde sichtbaren Mitosen und der in der betreffenden Stunde neu begonnenen Zellteilungen in Abbildung 1 graphisch dargestellt (alle Zahlen sind umgerechnet auf die Verhältnisse einer Kultur von genau 100 Zellen im Randschleier). Weil nun die mittlere Teilungsdauer in beiden Fällen während der ganzen Versuchsdauer

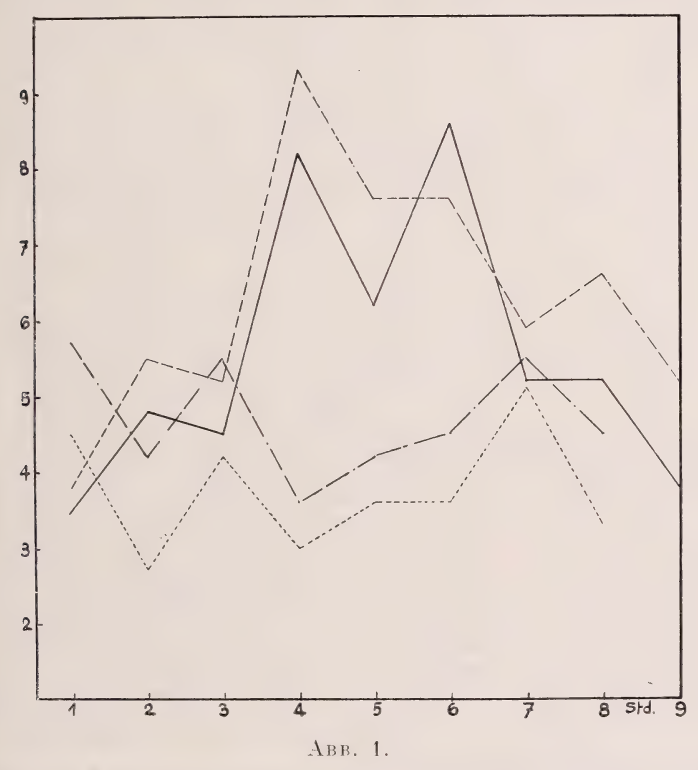


ABB. 1.

Darstellung der in bestimmten Zeitabständen ermittelten Zahlen der sichtbaren Mitosen und der mitotischen Koeffizienten (letztere als objektives Mass für die Teilungsintensität).

Aus zwei normalen Versuchsfilmen mit Zusatz reiner Tyrode'scher Lösung.

Film Nr. 133: ——————— mitotischer Koeffizient,
— — — — sichtbare Mitosen;
Film Nr. 195/196: — — . — – mitotischer Koeffizient,
– – – – – – – sichtbare Mitosen.

[1] Film Nr. 133 und 195/196; vgl. von MÖLLENDORFF und LAQUEUR, Z. Zellforsch., 28 (1938), bzw. von MÖLLENDORFF und OSTROUCH, Z. Zellforsch., 29 (1939).

nur verhältnismässig geringgradige, innerhalb der biologischen Variationsbreite liegende Schwankungen zeigt, sind sich die beiden Kurven — die der sichtbaren Mitosen und die der mitotischen Koeffizienten — recht ähnlich.

Da im Film Nr. 195/196 die mittlere Ablaufsdauer der Mitosen weniger als 1 Stunde beträgt (vgl. v. Möllendorff und Ostrouch, Abb. 2, S. 328), ist die Zahl der sichtbaren Mitosen geringer als der mitotische Koeffizient, während sie im Film Nr. 133 mit einer mittleren Ablaufsdauer von mehr als 1 Stunde (vgl. v. Möllendorff und Laqueur, Abb. 15, S. 328) höher ist. Bis zu einem gewissen Grad gibt uns die Zahl der zu bestimmten Zeiten in den lebenden Kulturen festgestellten sichtbaren Mitosen in beiden Fällen, besonders aber im Film Nr. 195/196, zugleich auch eine gewisse Vorstellung über das Verhalten des mitotischen Koeffizienten und somit über die Teilungsintensität und das numerische Wachstum des Gewebes, aber eben nur deshalb, weil die Teilungsdauer während des ganzen Versuches annähernd konstant gewesen ist. Ob diese Voraussetzung erfüllt ist, lässt sich aber wiederum nur durch die quantitative Auswertung der mit Zeitraffung aufgenommenen Versuchsfilme mit genügender Sicherheit feststellen. Beim Film Nr. 133 ist diese Voraussetzung (obschon es sich auch hier um eine normale Kultur ohne experimentelle Einflüsse handelte) schon nicht mehr ganz erfüllt, indem dort in den mittleren Stunden des Versuches, wo der mitotische Koeffizient relativ hoch ist, die Teilungsdauer etwas verkürzt ist, welche beiden Beobachtungen gut zueinander passen; aber dadurch entstehen doch gewisse Überschneidungen der beiden Kurven.

Wenn wir nun diese Überlegungen auf die Colchicinversuche übertragen, bei welchen die mittlere Mitosendauer keine mehr oder weniger konstante Grösse mehr ist, so werden die Verhältnisse nun so kompliziert, dass man aus der Zahl der sichtbaren Mitosen allein niemals auf das Verhalten des mitotischen Koeffizienten schliessen kann. Die mittlere Ablaufsdauer ist zwar in den Filmversuchen eindeutig zu bestimmen, in den Tierversuchen mit nachfolgender histologischer Verarbeitung — und somit auch bei den Dustin'schen Versuchen — aber eine unbekannte Grösse.

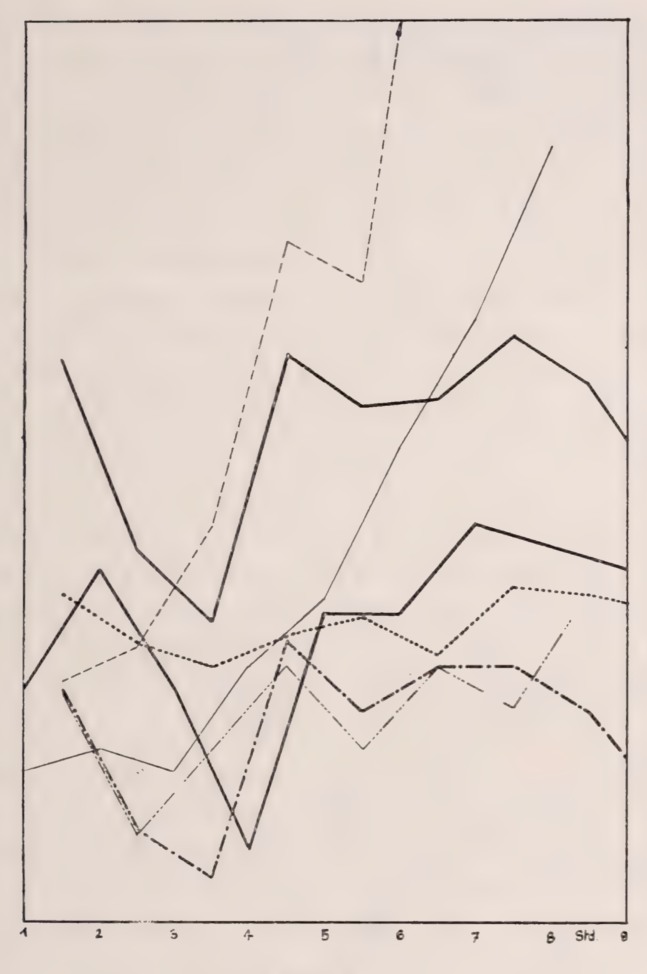


Abb. 2.

Darstellung der sichtbaren Mitosen, der mitotischen Koeffizienten und der mittleren Teilungsdauer aus zwei Colchicin-Versuchsfilmen.

Film Nr. 189 mit Zusatz von Colchicin 1 : 30 Millionen:
—.—.—. mitotischer Koeffizient (I),
- - - - - - - - - mittlere Ablaufsdauer (II).
———— (untere Kurve): sichtbare Mitosen (III),
———— (obere Kurve): Summe von I + II (IV);

Film Nr. 189/190 mit Zusatz von Colchicin 1 : 20 Millionen:
— ... — ... mitotischer Koeffizient,
– – – – – – – – mittlere Ablaufsdauer,
———— (dünn ausgezogene Kurve): sichtbare Mitosen.

In Abbildung 2 sind nun mitotische Koeffizienten, mittlere Ablaufsdauer und Zahl der sichtbaren Mitosen aus zwei früheren Colchicinversuchsfilmen — Nr. 189 mit Colchicin 1: 30 Millionen und Nr. 189/190 mit Colchicin 1: 20 Millionen (vgl. O. Bucher 1939, Abb. 3—6) — graphisch dargestellt. Während beim Film mit Colchicin in der Konzentration von 1: 30 Millionen die Kurve der mitotischen Koeffizienten (I) noch eine gewisse Ähnlichkeit mit der Kurve der sichtbaren Mitosen (III) zeigt, weil eben auch hier die mittlere Ablaufsdauer (Kurve II) nur geringgradige Schwankungen aufweist, ist das beim Film mit Colchicin 1: 20 Millionen nun absolut nicht mehr der Fall, weil hier die Zellteilungen in den letzten Stunden des Versuches überhaupt nicht mehr zu Ende geführt werden können. Wollte man bei diesem Film Nr. 189/190 aus der Zahl der sichtbaren Mitosen auf die Teilungsintensität schliessen, so bekäme man eine ganz falsche Vorstellung, denn der mitotische Koeffizient ist während des ganzen Versuches etwas herabgesetzt. Aber auch für den Film Nr. 189 erhalten wir eine mit der Kurve der sichtbaren Mitosen in ihrer Form noch besser übereinstimmende Kurve (IV), wenn wir die mittlere Ablaufsdauer einkalkulieren und die Summen der Kurven I + II darstellen.

Aus allen diesen Ausführungen geht hervor, dass die Zahl der in den Präparaten durch Auszählung feststellbaren Zellteilungsfiguren abhängig ist von der Teilungsintensität und von der Dauer der betreffenden Zellteilungen. Wir erhalten also gewissermassen eine Gleichung mit zwei Unbekannten, welche wir aber nicht einfach so zu lösen versuchen dürfen, dass wir die eine Unbekannte — die mittlere Ablaufsdauer — als eine gegebene Konstante einsetzen! Die üblichen histologischen Methoden mussten somit bei dieser Fragestellung versagen.

* * *

Man kann darüber, ob ein einwirkendes Agens die Teilungsintensität und damit das Wachstum einer Gewebekultur fördert oder hemmt, auch dadurch einigen Aufschluss gewinnen, dass man die Umrisse der Kulturen alle Tage mit einem Zeichnungsapparat genau zeichnet und dann die verschiedenen Flächen plani-

metrisch auswertet. Die Resultate solcher Versuche, deren Vor- und Nachteile ich schon bei anderer Gelegenheit kritisch erörtert habe, sind in Abbildung 3 dargestellt. In allen Fällen war die von den mit Colchicin 1 : 40 Millionen bis 80 Millionen behandelten Kulturen eingenommene Fläche eindeutig geringer als die der Kontrollkulturen (mit Zusatz reiner Tyrode'scher Flüssigkeit), wobei wir die verschiedenen bei dieser Methode möglichen Fehlerquellen (wie z. B. verschiedene Resistenz der Kulturen, verschiedene Dichte der Randschleier, Zellwanderung statt Zellwachstum usw.) bereits in Rechnung gestellt haben. Also auch bei diesen sich über mehrere Tage erstreckenden Versuchen liess sich mit Colchicin keine Wachstumsanregung erzielen, obschon so kleine Giftdosen gewählt wurden, dass alle Zellteilungen bestimmt zu Ende geführt werden konnten. (Dass grössere Dosen nicht nur die Teilung in der Metaphase blockieren, sondern

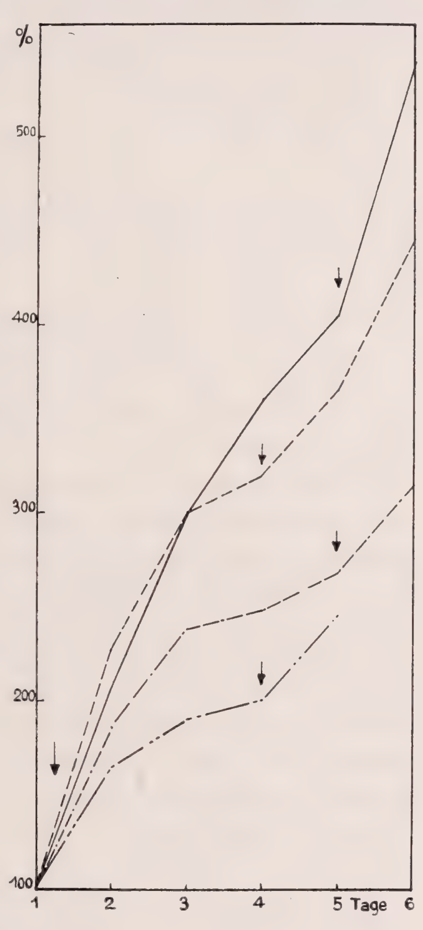


ABB. 3.

Wachstumsareale, sechs Tage lang täglich bestimmt an Fibrocyten-Deckglaskulturen, die z.T. unter der Einwirkung verschiedener Colchicinkonzentrationen gestanden haben:

—..—..— Colchicin 1 : 40 Millionen,
-------- Colchicin 1 : 60 Millionen,
--.--.-- Colchicin 1 : 80 Millionen;
———— Kontrollversuche mit Zusatz reiner Tyrode'scher Lösung.

Der erste senkrechte Pfeil kennzeichnet den Zusatz der Versuchslösungen; die Pfeile am 4. bzw. 5. Tage bedeuten, dass damals die Kulturen durch Zusatz eines Tropfens von frischem Gewebeextrakt „gefüttert" worden sind, wodurch das Wachstum wieder etwas angeregt wurde.

auch den mitotischen Koeffizienten herabsetzen, ging ja schon aus den Filmversuchen hervor.)

Den gleichen Eindruck gewann ich auch aus ergänzenden Versuchen mit Feuerbohnen, die ich einige Wochen lang unter der freundlichen Mitwirkung von Frl. cand. med. G. Markwalder durchgeführt hatte. Unter der dauernden Einwirkung von Colchicin in Konzentrationen von 1 : 50 000, 1 : 100 000 und 1 : 200 000 wurde durch tägliche Messungen das Wurzelwachstum bestimmt.

Auch bei solchen botanischen Versuchen finden sich in der Literatur die widersprechendsten Meinungen, auf welche ich aber in diesem Zusammenhang nicht weiter eintreten möchte. Eine ganze Reihe von Forschern hat aber auch hier eine Wachstumshemmung durch das Colchicin feststellen können.

Es ist beim Colchicin offenbar nicht so wie bei manchen anderen Pharmaka, die in grösseren Dosen wohl hemmen, in kleineren Dosen jedoch eine — auch das Wachstum der Gewebekultur etwas — fördernde Wirkung entfalten (so z. B. Arsenik, vgl. O. Bucher 1940).

Die neuen Colchicinversuche haben meine früheren, 1939 veröffentlichten Befunde bestätigt und erhärtet, und in Übereinstimmung mit meinen Versuchen ist auch H. Lettré (1943) zu dem klar formulierten Schluss gekommen: „Die Zahl der unter der Wirkung des Colchicins beobachteten Mitosen wird bei einer geeigneten Dosis mit der zu identifizieren sein, die im gleichen Zeitpunkt auch normalerweise abgelaufen wäre. Mit geringen Dosen Colchicin werden nicht alle Mitosen arretiert, zu grosse Dosen hindern den Beginn der Mitosen.“

H. Lettré hat den Beweis dafür, dass die Zahl der in einem bestimmten Zeitpunkt feststellbaren Mitosen übereinstimme mit der Zahl der im entsprechenden Zeitraum normalerweise abgelaufenen Karyokinesen, für die Zellen des Mäuseascitestumors noch mit Hilfe von mathematischen Berechnungen zu erbringen versucht (Einzelheiten sind in der Originalarbeit nachzulesen). Er hat dabei gezeigt, dass 10 Stunden, nachdem den Mäusen 10 γ Colchicin injiziert worden war, eine Steigerung der im Ascitestumor vorhandenen Mitosen von 2,1 auf 41,0% — also um 38,9% — festgestellt werden kann, was (nach seinen theore-

tischen Berechnungen) etwa der Zahl der Zellen entspricht, die in der betreffenden Zeit sowieso in die Teilung getreten wären, indem sich alle 100% der Zellen normalerweise im Verlauf von 25,7 bis 28,8 Stunden geteilt haben würden. Die durchschnittliche Teilungsdauer berechnete LETTRÉ für die Ascitestumorzelle auf etwa 15 Minuten.

* * *

Die Frage, ob Colchicin die Zellteilung hemmt oder fördert, muss schon deswegen klar beantwortet werden können, weil in den letzten Jahren eine ganze Reihe von Untersuchungen erschienen sind, bei welchen die „méthode colchicinique" von DUSTIN bei der Bearbeitung verschiedener biologischer Probleme eine Rolle spielt. Dabei wurde gewöhnlich die stathmokinetische Wirkung des Herbstzeitlosenalkaloids benützt, um die Teilungstätigkeit in einem bestimmten Organ nach diesen oder jenen experimentellen Einflüssen (z. B. in der Schilddrüse nach Einwirkung von Hypophysenvorderlappenextrakt, H. GÜTHERT 1940) erfassen zu können, die Frage, ob das Colchicin nicht selbst auch die Teilungsrate beeinflussen könne, jedoch gewöhnlich nicht weiter berücksichtigt.

Aus ähnlichen Überlegungen benützten z. B. auch W. JADASSOHN und H. E. FIERZ (1943) das Colchicinverfahren zum Studium der durch Sexualhormone am Zitzenepithel des Meerschweinchens ausgelösten Epithelveränderungen. Sie fanden in der normalen Epidermis auch nach Colchicinanwendung nicht allzu viele Mitosen, wenn auch erheblich mehr als ohne Colchicineinwirkung; dagegen sahen sie bei mit Östron vorbehandelten Tieren $9\frac{1}{2}$ Stunden nach der Colchicininjektion (25 γ pro 30 g Meerschweinchen) massenhaft Zellteilungsfiguren. Aus derartigen Befunden, wie auch aus eigenen Tierversuchen, möchte ich schliessen, dass *durch Colchicin allein auch in vivo die Teilungstätigkeit nicht erhöht wird*, dass aber die mitosenstimulierende Wirkung anderer Pharmaka durch zusätzliche Colchicinapplikation sehr schön gezeigt werden kann, weil eben — bei geeigneter Dosierung des Colchicins und Fixierung im richtigen Zeitpunkt — die Zellen, welche die Teilung einmal begonnen haben, infolge der Blockerung in der Metaphase dadurch immer noch erkannt werden können.

Nachdem schon 1936/37 A. M. BRUES (und Mitarbeiter) auf Grund ihrer Tierversuche im Gegensatz zu DUSTIN die Meinung vertreten hatte, dass Colchicin keine Stimulation der Teilungstätigkeit zur Folge habe, hat diese Ansicht in den letzten Jahren noch einige weitere Anhänger gefunden. Nach P. A. CLEARKIN (1937) und K. O. MILLS (1939) würden die Zellen in normalem Verhältnis die Teilung beginnen. A. CARLETON (1939), die auch auf die Schwierigkeiten derartiger statistischer Versuche mit Colchicin hinwies, und V. BUREAU und V. VILTER (1939) konnten eine Hemmung der Teilungstätigkeit feststellen.

„Nous croyons pouvoir affirmer que la colchicine est dépourvue de tout pouvoir stimulateur vis-à-vis des cellules en imminence caryocinétique. Bien au contraire, cette substance semble faire baisser l'imminence caryocinétique normale. L'accumulation considérable des divisions cellulaires traduit simplement le blocage des mitoses qui ne peuvent dépasser le stade de la fin de la prophase" (BUREAU et VILTER 1939, p. 558). „Nous pouvons ainsi affirmer l'identité du mécanisme de la colchicinisation dans les conditions de la vie *in vivo* et *in vitro*. Dans les deux cas, la colchicine exerce vis-à-vis de la mitose un effet inhibiteur" (VERNE et VILTER, 1940, p. 624).

Noch aus einem anderen Grund ist die Frage, ob Colchicin die Zellteilung hemmt oder fördert, von grosser Bedeutung. Es ist in letzter Zeit — z. T. auch angeregt durch meine 1939 erschienene Arbeit — öfters versucht worden, durch Colchicin hemmend auf das Geschwulstwachstum einzuwirken. So konnten z. B. E. SCHAIRER (1940) und H. LETTRÉ (1941) bei Versuchen an Mäusen, die mit Tumorascites geimpft worden waren, wohl durch Colchicinanwendung die durchschnittliche Lebenserwartung etwas verlängern, jedoch keine echte Heilung erzielen. Zu einem grundsätzlich gleichen Resultat kamen — wie ich aus ca. 2 Dutzend in den letzten Jahren in der mir zugänglichen Literatur erschienenen Arbeiten ersehe — abgesehen von ganz vereinzelten Ausnahmen fast alle Forscher, ob sie nun ihre Untersuchungen an Menschen oder an Tieren durchgeführt hatten. Eine gute Übersicht über diese Fragestellung erhält man auch aus der Arbeit von H. BRODERSEN (1943).

In vitro hingegen lässt sich das Wachstum von Carcinom- und Sarkomkulturen eindeutig hemmen (R. J. LUDFORD 1936, P. A. CLEARKIN 1937, R. TENNANT und A. LIEBOW 1940), weil hier die Colchicindosis eben beliebig gesteigert werden kann, während das in vivo wegen der hohen Toxizität des Alkaloids nicht

möglich ist (Dosis maxima simplex 0,002, pro die 0,005). Das unterschiedliche Verhalten der Tumoren in vivo und in vitro beruht, wie wir bestimmt annehmen können, nicht in einem verschiedenen Verhalten gegenüber dem Colchicin, sondern es ist eine Folge der verschiedenen möglichen Dosierung.

* * *

Zusammenfassung.

Mit Hilfe von Untersuchungen an Gewebekulturen von Kaninchen-Fibrocyten, sowie von ergänzenden Tierversuchen an Mäusen und von botanischen Versuchen an Bohnenwurzeln, wurde festgestellt, dass das Colchicin die Zellteilungsvorgänge nicht anregt, sondern bei genügender Dosierung — ganz abgesehen von der bei starker Dosierung in der Metaphase eintretenden Blockierung (dem sog. Colchicineffekt) — je nach Konzentration mehr oder weniger stark hemmt.

Es darf angenommen werden, dass für das Verhalten der Zellen „in vivo" und „in vitro" ähnliche Verhältnisse bestehen.

Es wurde auch versucht, die grundsätzliche Bedeutung der gestellten Frage zu erörtern, und ferner wurde auf einige wichtigere Arbeiten der letzten Jahre kurz hingewiesen.

LITERATURVERZEICHNIS

1943. Brodersen, H. *Mitosegifte und jonisierende Strahlung.* Strahlentherapie, *73*, p. 196-254.

1936. Brues, A. M. *The effect of colchicine on regenerating liver.* J. of Physiol., *86*, Proc. Physiol. Soc., p. 63-64.

1936. —— and Cohen, A. *Effects of colchicine and related substances on cell division.* Biochem. J., *30*, Part II, p. 1363-1368.

1937. —— and Jackson, E. *Nuclear abnormities resulting from inhibition of mitosis by colchicine and other substances.* Amer. J. Cancer, *30*, p. 504-511.

1940. ——, Marble, B. B. and Jackson, E. *Effects of colchicine and radiation on growth of normal tissues and tumors.* Amer. J. Cancer, *38*, p. 159-168.

1939. Bucher, O. *Der Einfluss von Colchicin und Trypaflavin auf den Wachstumsrhythmus und auf die Zellteilung in Fibrocytenkulturen.* Zeitschr. f. Zellforsch., *29*, p. 283-322.

1940*a*. —— *Die Wirkung von Arsenik auf Fibrocytenkulturen.* Zeitschr. f. Zellforsch., *30*, p. 438-462.

1940*b*. —— *Gewebezüchtung.* Ciba-Zeitschrift, *74*, p. 2529-2568.

1940*c*. —— *Zur Cytotoxikologie einiger Pharmaka (Arsenik, Colchicin, Trypaflavin, Nikotin, Coramin), nach Untersuchungen an Gewebekulturen.* Schweiz. Med. Wschr., Nr. *38*, p. 910-911.

1945. —— *Über die Wirkung sehr kleiner Colchicindosen, nach Untersuchungen an in vitro gezüchteten Bindegewebszellen.* Schweiz. Med. Wschr., Nr. *33*, p. 715-718.

1939*a*. Bureau, V. et Vilter, V. *Action de la colchicine étudiée sur les cellules épithéliales de l'Axolotl.* C. R. Soc. Biol. Paris, *132*, p. 553-558.

1939*b*. —— *La colchicine doit-elle être considérée comme stimulant de la division cellulaire ?* C. R. Soc. Biol. Paris, *132*, p. 558-562.

1939. Carleton, A. *A note on the effect of colchicine on the skin of young rats.* J. of Anat., *73*, p. 416-418.

1937. Chodkowski, K. *Die karyoklastischen Gifte, ihr Einfluss auf den Organismus und ihre Bedeutung für die Pathologie.* (Sammelreferat.) Protoplasma, *28*, p. 597-619.

1937. Clearkin, P. A. *The effect of Colchicine on normal and neoplastic tissue in mice.* J. of Pathol., *44*, p. 469-480.

1939. Delcourt, R. *Recherches sur les réactions et lésions cellulaires provoquées par la colchicine. Le choc caryoclasique chez les Amphibiens.* Arch. internat. Méd. expér., *13*, p. 719-783.

1934. Dustin, A.-P. *Action de la colchicine sur le sarcome greffé, type Crocker, de la Souris.* Bull. Acad. roy. Méd. Belg., *14*, p. 487-502.

1938*a*. —— *Nouvelles applications des poisons caryoclasiques à la pathologie expérimentale, à l'endocrinologie et à la cancérologie.* Sang, *12* p. 677-697.

1938*b*. —— *L'action des arsenicaux et de la colchicine sur la mitose.* C. R. Ass. des Anat., Bâle 1938.

1938*c*. —— *A propos des applications des poisons caryoclasiques à l'étude des problèmes de pathologie expérimentale, de cancérologie et d'endocrinologie.* Arch. exper. Zellforsch., *22*, p. 395-405.

1939. Gavrilov, W. et von Bistram, D. *Action de faibles solutions de colchicine sur les fibroblastes du poussin et sur l'épithélium de son iris in vitro.* Bull. Ass. franç. Etude Cancer, *28*, p. 319-336.

1940. GÜTHERT, H. *Der Einfluss von Hypophysenvorderlappenextrakten und Colchicin auf Kerngrösse und Kernteilung in der Schilddrüse.* Virchows Arch., *307*, p. 37-70.

1943. JADASSOHN, W. und FIERZ, H. E. *Sexualhormonprobleme.* Vierteljahresschrift naturforsch. Ges. Zürich., *88.* Jg., Beiheft 1.

1941. LETTRÉ, H. *Einige Beobachtungen über das Wachstum des Mäuse-Ascites-Tumors und seine Beeinflussung.* Zeitschr. f. physiolog. Chemie, *268*, p. 59-76.

1942. —— *Mitosegifte und ihre Beziehungen zu Naturstoffen.* Naturwissenschaften, *30*, p. 34-40.

1943. —— *Zur Teilungsgeschwindigkeit der Zellen des Mäuse-Ascites-Tumors.* Naturwissenschaften, *31*, p. 467-468.

1942. ——, ALBRECHT, M. und FERNHOLZ, H. *Ein einfaches Mitosegift.* Naturwissenschaften, *29*, p. 390.

1943. LEVAN, A. and ÖSTERGREN, G. *The mechanism of C-mitotic action.* Hereditas, *29*, p. 381-443.

1936. LUDFORD, R. J. *The action of toxic substances upon the division of normal and malignant cells in vitro and in vivo.* Arch. exper. Zellforsch., *18*, p. 411-441.

1939. MILLS, K. O. *Variations in the rate of mitosis in normal and colchicine-treated tadpoles of Rana pipiens and Amblystoma jeffersonianum.* J. of Morphol., *64*, p. 89-113; referiert in Ber. wiss. Biol., *53*, p. 391, 1940.

1937. VON MÖLLENDORFF, W. *Zur Kenntnis der Mitose. 1. Über regulierbare Einwirkungen auf die Zahl und den Ablauf der Mitosen in Gewebekulturen.* Arch. exper. Zellforsch., *21*, p. 1-66.

1937. —— *Zur Kenntnis der Mitose. 2. Die Phasenverteilung in der Fibrocytenkultur und deren Abwandlung durch Substanzzusätze.* Zeitschr. f. Zellforsch., *27*, p. 301-325.

1938. —— und LAQUEUR, G. *Zur Kenntnis der Mitose. 3. Über die Wirkung von ultravioletten Strahlen auf den Wachstumsrhythmus und auf die Zellteilung in Fibrocytenkulturen.* Zeitschr. f. Zellforsch., *28*, p. 310-340.

1939. —— und OSTROUCH, M. *Zur Kenntnis der Mitose. 7. Mitosen und Rundzellen unter dem Einfluss von Trypanblau in Gewebekulturen.* Zeitschr. f. Zellforsch., *29*, p. 323-355.

1940. SCHAIRER, E. *Der Einfluss von Colchicin auf den Mäuseascites-krebs.* Zeitschr. f. Krebsforsch., *50*, p. 143-154.

1940. TENNANT, R. and LIEBOW, A. A. *The action of colchicine and of ethylcarbylamine on tissue cultures.* Yale J. Biol. and Med., *13*, p. 39-49; referiert in Ber. wiss. Biol., *57*, p. 651, 1941, und Z. Krebsforsch., *51*, p. 512, 1941.

1939. Törö, E. und Vadász, J. *Untersuchungen über die Wirkung von Colchicin und Corhormon in Gewebekulturen mit Hilfe von Filmaufnahmen.* Arch. exper. Zellforsch., *23*, p. 277-298.

1940. Verne, J. et Vilter, V. *Etude de l'action de la colchicine sur les mitoses des fibroblastes cultivés in vitro. Concentrations dites fortes.* C. R. Soc. Biol. Paris, *133*, p. 618-621.

1940. —— *Mécanisme d'action de la colchicine. Employée en concentrations faibles, sur l'évolution de la mitose dans les cultures de fibroblastes in vitro.* C. R. Soc. Biol. Paris, *133*, p. 621-624.

Tome 52, nº 26. — Décembre 1945.

Beiträge zur Kenntnis parasitischer Nematoden.

XII. Parasitische Nematoden aus den Tropen

von

Hans A. KREIS

Eidg. Gesundheitsamt in Bern.

Mit 9 Textabbildungen.

Das vorliegende Material wurde uns von Herrn Prof. Dr. H. Bluntschli, Direktor des Anatomischen Institutes der Universität Bern, zur Bestimmung überlassen. Neben Trematoden und Hirudineen waren auch Nematoden vorhanden, welche wir einer näheren Untersuchung unterwarfen. Die Würmer rekrutierten sich aus zwei Expeditionen: die erste nach Südamerika (Brasilien und Peru) im Jahre 1912, und die zweite nach Madagaskar im Jahre 1931.

Die Nematoden verteilen sich auf folgende Wirte:

Reptilia.

Chamaeleontidae.

Chamaeleon spec. 1 . . .	*Foleyella chamaeleonis* Kreis 1938.
Chamaeleon spec. 2 . . .	*Foleyella pigmentata* n. sp.

Mammalia.

Insectivora.

Centetes spec.	*Physaloptera bluntschlii* n. sp.
Ericulus spec.	*Physaloptera ericuli* n. sp.

Carnivora.

Nasua rufa (socialis) Desm.	*Mirandonema intestinalis* n. g. n. sp.

Cetacea.

Inia geoffroyensis Blainv. .	*Anisakis insignis* (Diesing 1851).

Primates.

Lichanotus laniger Gm. .	*Pararhabdonema longistriata* n. g. [n. sp.
Nyctipithecus azarae . . .	*Dipetalonema* spec.
Cebus spec.	*Physaloptera dilatata* Rud. 1819.
Lagothrix spec.	*Chlamydonema lagothricis* n. sp.
Chrysothrix spec.	*Dipetalonema gracilis* (Rud. 1809).

Superfamilie STRONGYLOIDEA Weinland 1858; Hall 1916.

Familie **TRICHOSTRONGYLIDAE** Leiper 1912.

Unterfamilie **Trichostrongylinae** Leiper 1912.

Pararhabdonema n. g.

(παρά = längs; ῥάβδος = Streifen).

Langgestreckte, sehr schlank gebaute Nematoden. Hinterende kurz. Cuticula fein quergestreift und mit deutlichen, zahlreichen Längsstreifen. Vorderende ohne Lippen und Papillen. Oesophagus ohne Bulbus, mit stark entwickeltem Cuticulargerüst im Innern des Lumens. Ventraldrüse vorhanden. Darm in einem langen, schmalen Rectum endigend. Weiblicher Geschlechtsapparat ähnlich gebaut wie bei *Nematodirus* Ransom 1907 (1911). Vulva hinter dem zweiten Körperdrittel gelegen. Männchen unbekannt.

Die Gattung steht in nahen Beziehungen zu *Nematodirus* Ransom 1907 und *Nematodirella* Yorke und Maplestone 1926, unterscheidet sich aber einerseits von *Nematodirus* durch ihre Länge und die Ausbildung des Vorderendes und anderseits von *Nematodirella* nicht nur durch die Struktur des Kopfes, sondern auch durch den Bau des weiblichen Geschlechtsapparates (Travassos 1937). *Pararhabdonema* hat mit *Nematodirella longispiculata* Yorke und Maplestone 1926 gewisse Ähnlichkeit in der Ausbildung der Längsstreifen, wo ihre Zahl bis 50 beträgt; auch wird diese Art, wie die vorliegenden Tiere, recht lang (♀ L = 27,1—42,6 mm).

Typus: *Pararhabdonema longistriata* n. g. n. sp.

Pararhabdonema longistriata n. g. n. sp.
(Fig. 1 A—D.)

W i r t : *Lichanotus laniger* Gm. (Wollmaki oder Avahis): Magen.

F u n d o r t : Madagaskar, 1931.

G r ö s s e : ♀ L = 40,4775—43,407 mm; α = 104—118; β = 37,3—40,7; γ = 83,9—167; vul = 76,8—79,1%.

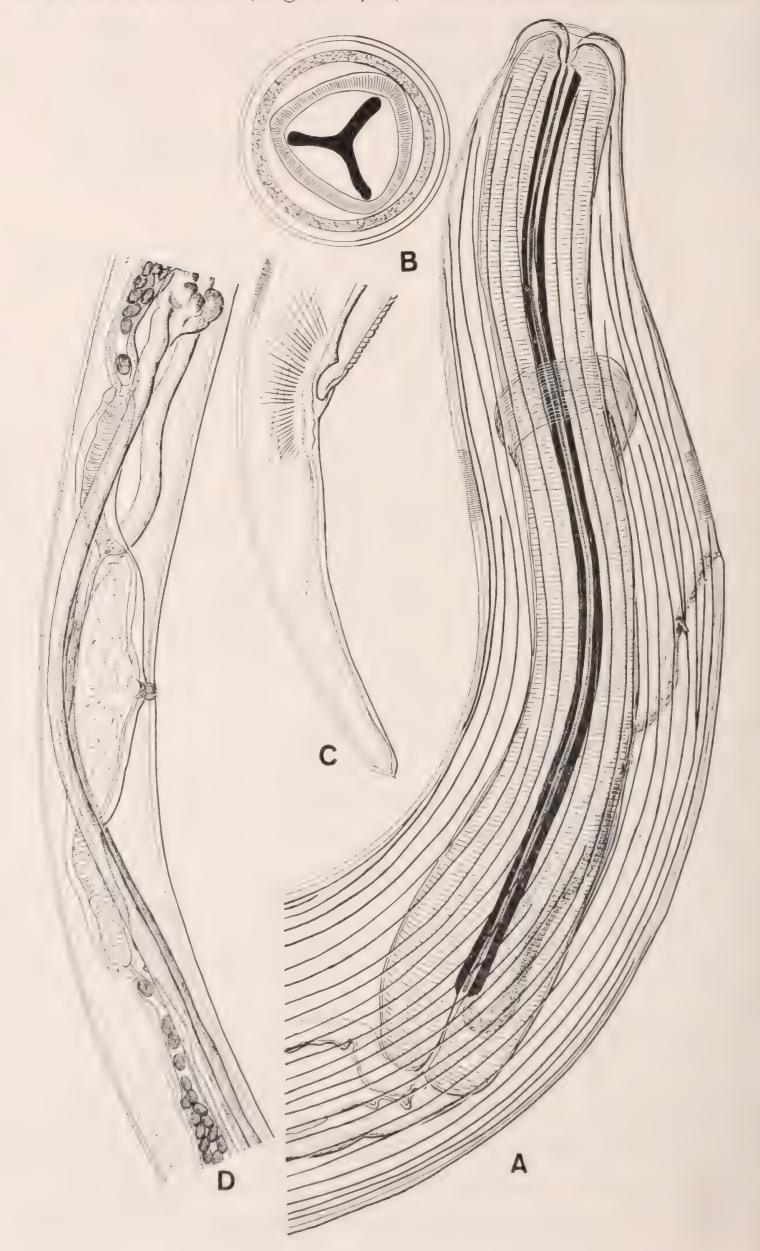
	ve	nr	poex	oehe	ovve		vul	ovhe	an	
♀	—	0,78	1,29	2,44	14,0	grbr	78,1	94,9	99,2	= 41,8005 mm
	0,22	0,47	0,57	0,61	0,83	0,90	0,87	0,56	0,23	

K ö r p e r : sehr schlank entwickelt. Das abgerundete Vorderende, welches gegenüber der grössten Körperbreite im Mittel 1/4 dieser Breite hat, wird durch eine leichte Einschnürung vom übrigen Körper abgetrennt. Dadurch unterscheidet sich die Gattung schon rein äusserlich von *Nematodirus* Ransom 1907 und *Nematodirella* Yorke und Maplestone, wo die Cuticula des Vorderendes aufgebläht ist. Das Hinterende verengert sich ganz allmählich und ist abgerundet. Breite am Vorderende: 84—105 μ; am Nervenring: 189—210 μ; am Porus excretorius: 220,5—252 μ; am Oesophagushinterende: 240,5—273 μ; am Ovarvorderende: 326—357 μ; grösste Breite: 357—399 μ; an der Vulva: 357—378 μ; am Ovarhinterende: 220,5—252 μ und am Anus: 84—126 μ.

C u t i c u l a (Fig. 1 A): die 4,5—6,5 μ dicke Cuticula ist sehr fein geringelt. Die Ringelung ist vom Vorderende bis in den Schwanz sichtbar. Daneben tritt eine longitudinale Streifung auf, ähnlich wie dies bei zahlreichen Strongyliden, wie z. B. *Cooperia* Ransom 1907, *Ostertagia* Ransom 1907, *Nematodirus* Ransom 1907 und *Nematodirella* Yorke und Maplestone 1926, der Fall ist. Die Zahl der Longitudinalstreifen, deren Entfernung zwischen 8—25 μ schwankt, variiert zwischen 48 und 52 Streifen. Am Vorderende beginnt diese Längsstreifung gerade hinter dem Beginn des Oesophagus. Die Zahl der Streifen bleibt aber noch gering (12—14) und steigert sich erst in der Region des Nervenringes und der Ventraldrüse, um dann hinter dem Distalende des Oesophagus das Maximum zu erreichen, das bis gegen das Hinterende des Geschlechtsapparates, i. e. also bis gegen den After hin, beibehalten wird.

Bei genauer Betrachtung zeigt sich ausserdem, dass einzelne Längsstreifen sich verzweigen können.

Vorderende (Fig. 1 A, B): das Vorderende zeichnet sich



durch seinen sehr einfachen Bau aus. Lippen sind kaum entwickelt; Papillen fehlen vollkommen. Betrachtet man es von vorne (Fig. 1 B), so erkennt man, dass keine eigentlichen Lippen vorhanden sind. Dagegen ist ein dreikantiger, dickwandiger Cuticularring sichtbar, in dessen Ecken die Enden des ösophagalen, dreistrahligen Lumens liegen. Dieser Cuticularring bildet den Anfang der cuticularen Verstärkung des Oesophaguslumens. Er wird von einer überhöhten Cuticularfalte umgeben, die den Lippenapparat zu ersetzen hat. Beide Teile, Cuticularfalte und Cuticulardreieck, formen sich zu einem kraterförmigen Gebilde.

O e s o p h a g u s (Fig. 1 A): der Oesophagus verbreitert sich nach hinten ganz allmählich, ohne aber in einem Bulbus zu enden. Er wird dadurch charakterisiert, dass er ein sehr stark cuticularisiertes Lumen besitzt, welches in der Seitenansicht deutlich seine Dreiteiligkeit erkennen lässt. Breite am Vorderende: 88,0—91,1%; am Nervenring: 38,5—44,0%; am Porus excretorius: 36,2—48,2% und am Hinterende: 49,3—65,5%. Der relativ schmale Nervenring umgibt den Oesophagus ungefähr am Ende des ersten Oesophagusdrittels (28,3—38,7%). Ventraldrüse vorhanden. Sie zeigt eine längliche, elliptische Gestalt und reicht nach hinten nicht ganz bis an das Hinterende des Oesophagus. Nach vorne verengert sie sich zu einem relativ langen und schmalen Kanal, der etwas vor der Oesophagusmitte nach aussen mündet. Der Porus excretorius wird durch die Ausbildung einer vorgewölbten cuticularen Lippenbildung gekennzeichnet.

D a r m : ohne Bildung einer Cardia. Rectum lang und sehr schmal entwickelt. Analmuskulatur gut ausgebildet.

H i n t e r e n d e (Fig. 1 C): konisch, terminal in eine sehr kurze Spitze auslaufend, ohne aber einen eigentlichen Schwanzstachel zu bilden.

W e i b l i c h e r G e s c h l e c h t s a p p a r a t (Fig. 1 D): der Aufbau der weiblichen Geschlechtsorgane entspricht im grossen

---

Fig. 1.

Pararhabdonema longistriata n. g. n. sp.

A. Vorderende (♀), 280 ×.
B. Frontalansicht des Vorderendes (♀), 600 ×.
C. Hinterende (♀), 200 ×.
D. Anlage des weiblichen Geschlechtsapparates, 80 ×.

und ganzen dem der Gattung *Cooperia*. Die Vulva, welche immer im letzten Körperviertel liegt, zeichnet sich durch schwache Lippen aus. Sie führt in eine kurze Vagina über, welche durch eine dunkel gefärbte Cuticula und durch ihre ausserordentliche Kürze charakterisiert wird. Von hier aus gelangt man in eine voluminöse Eikammer (nach Ransom (1911): ovijector 1). Sie zeichnet sich durch die Dicke ihrer Wandung aus, die 25—43 μ erreichen kann. Länge der Eikammer: 777—840 μ; Breite: 241-315 μ. In diese Eikammer münden zu beiden Seiten die Pro-uteri (ovijector 3), die ausserordentlich dickwandig und stark muskulös sind. Die Länge des vorderen Pro-uterus schwankt zwischen 378 und 504 μ, die des hinteren zwischen 378 und 441 μ. Der Übergang zum eigentlichen Uterus wird durch eine deutliche Einschnürung markiert. Beide Uteri sind noch relativ dickwandig, doch erreicht ihre Wandstärke nicht die der Pro-uteri. Vor allem wird der vordere Uterus in die Länge gezogen. Das Ovarium, vielfach verschlungen, bleibt im Gegensatz zu den paarigen Uteri unpaarig, i. e. es ist ein einziges Ovarium vorhanden, welches die beiden Uteri unter einander verbindet. Die Eier sind dünnwandig, elliptisch und enthalten im Reifezustand eine schlüpfbereite Larve. Grösse: 51,5—77,5: 34,5—43 μ (66: 38 μ).

Verhältnisse am Hinterende: Schwanzlänge 3,1—4,08; Entfernung After-Ovarhinterende 8—28.

Superfamilie DIOCTOPHYMOIDEA Railliet 1916.

Familie **DIOCTOPHYMIDAE** Railliet 1915

Syn. *Eustrongylidae* Leiper 1908.
Eustrongylididae Leiper 1912.

Mirandonema n. g.

(*mirandus* = merkwürdig.)

Körper langgestreckt, walzenförmig, am Vorderende abgerundet. Der Kranz von 6 papillentragenden Lippen wird deutlich vom übrigen Körper abgesetzt. Das Vorderende besitzt eine Kopfplatte. Cuticula fein geringelt, mit longitudinalen Streifen und einer Papillenreihe auf den Laterallinien. Oesophagus ohne End-

bulbus. Testis sehr langgestreckt, fast den ganzen Körper ausfüllend. Ein langgestrecktes Spiculum. Bursa glockenförmig, endständig, mit zahllosen Papillen auf der Innenfläche. Präanale Papillen fehlen. Weibchen unbekannt. Parasit des Darmkanals.

Mirandonema zeigt eine sehr grosse Ähnlichkeit zu *Dioctophyme* Collet-Meygret 1802, so dass auf den ersten Blick vermutet werden könnte, dass ein Vertreter dieser Gattung, ev. *Dioctophyme renale* (Goeze 1782) vorliegt. Dieser ist von Lutz (Lukasiak 1930) bereits in den Nieren von *Nasua socialis*, ein in Marajo in Brasilien lebender Nasenbär, gefunden worden. Nach Lukasiak (1930) erreicht das Männchen eine Länge von 15—45 cm, wobei die Bemerkung: „... noch kleinere Exemplare sind äusserst selten im Befund", angeknüpft wird. Die genaue Untersuchung unserer Würmer hat gegenüber *Dioctophyme* deutliche Unterschiede im morphologisch-anatomischen Bau ergeben, so dass sie recht gut von einander unterschieden werden können. Ausserdem muss aber hervorgehoben werden, dass unser Parasit im *Darm* des Wirtes gefunden worden ist, während *Dioctophyme renale* in der Regel in der Niere, seltener im Mesenterium, der Leber, der Bauchhöhle und nur ganz selten im Darm vorkommt, z. B. bei *Phoca vitelinus*, *Canis azarae* und *Lutra vulgaris*.

Das Vorderende unterscheidet sich von dem von *Dioctophyme* durch die Anlage der Lippenapparatur und ihrer Bewaffnung. Bereits Leuckhart (1876) hat bemerkt, dass neben den Labialpapillen noch ein innerer Kranz von Papillen vorhanden ist, eine Beobachtung, welche von Stefanski (1928) bestätigt worden ist. Trotz genauester Untersuchung fehlt aber bei unserer Gattung dieser innere Papillenkranz. Zum andern werden die beiden lateralen Lippen mächtiger und deutlicher entwickelt als die andern Lippen, was sich besonders klar in der Aufsicht zeigt, wo zu erkennen ist, dass jene gut doppelt so gross werden wie die andern Lippen. Daneben erscheint aber noch eine quadratische Kopfplatte, ähnlich wie dies bei *Dipetalonema* Diesing 1861 der Fall ist, welche dem Vergleichsgenus fehlt.

Die Zahl der cervikalen Lateralpapillen steht weit hinter der von *Dioctophyme* zurück (95—100), wo nach Stefanski (1928) 150—170 Papillen auftreten. Zum andern fehlen dem Männchen die präanalen Papillen vollständig, welche Stefanski (1928) in seiner Abbildung 3 angibt. Über die Abweichungen der papillären

Bewaffnung im Innern der Bursa soll weiter unten berichtet werden.

Als ein weiterer Unterschied mag noch erwähnt werden, dass die Cuticula deutlich dicker wird denn dies bei *Dioctophyme* der Fall ist. Schon LEUCKART (1876) schreibt: „Die Cuticula unseres Wurmes ist so dünn, dass sie beträchtlich hinter der des gemeinen menschlichen Spulwurmes zurückbleibt. Ich messe bei den grössten meiner Würmer eine Dicke von nicht mehr als 0,03 mm, also ungefähr ein Drittel jener Dicke, die wir für *Asc. lumbricoides* früher festgestellt haben, und bei den kleineren Exemplaren noch weniger.“ Bei unserem Parasiten hat die Cuticula eine minimale Dicke von 41 μ und steigert sich bis zu 51,5 μ. Die stärkere Ausbildung der cuticularen Umhüllung des Parasiten hängt wahrscheinlich mit seiner Lebensweise zusammen, da er im Darmkanal grösseren Gefahren durch Verletzungen des Speisebreies ausgesetzt wird, denn dies in andern Organen, wie z. B. den Nieren, der Fall ist.

Mirandonema intestinalis n. g. n. sp.

(Fig. 2 A—F.)

W i r t : *Nasua rufa (socialis)* Desm.: Darm.

F u n d o r t : Marajó, Brasilien, 1912.

G r ö s s e : ♂ L = 141—182 mm; α = 35,6—45,1; β = 8,04—8,94; γ = 85—108,3 (After terminal an der Basis der Bursa gelegen).

	ve	oeve	teve	oehe		burve	
♂	—	0,06	2,54	11,8	grbr	98,93	= 161,5 mm
	0,43	0,76	1,42	2,21	2,48	0,82	

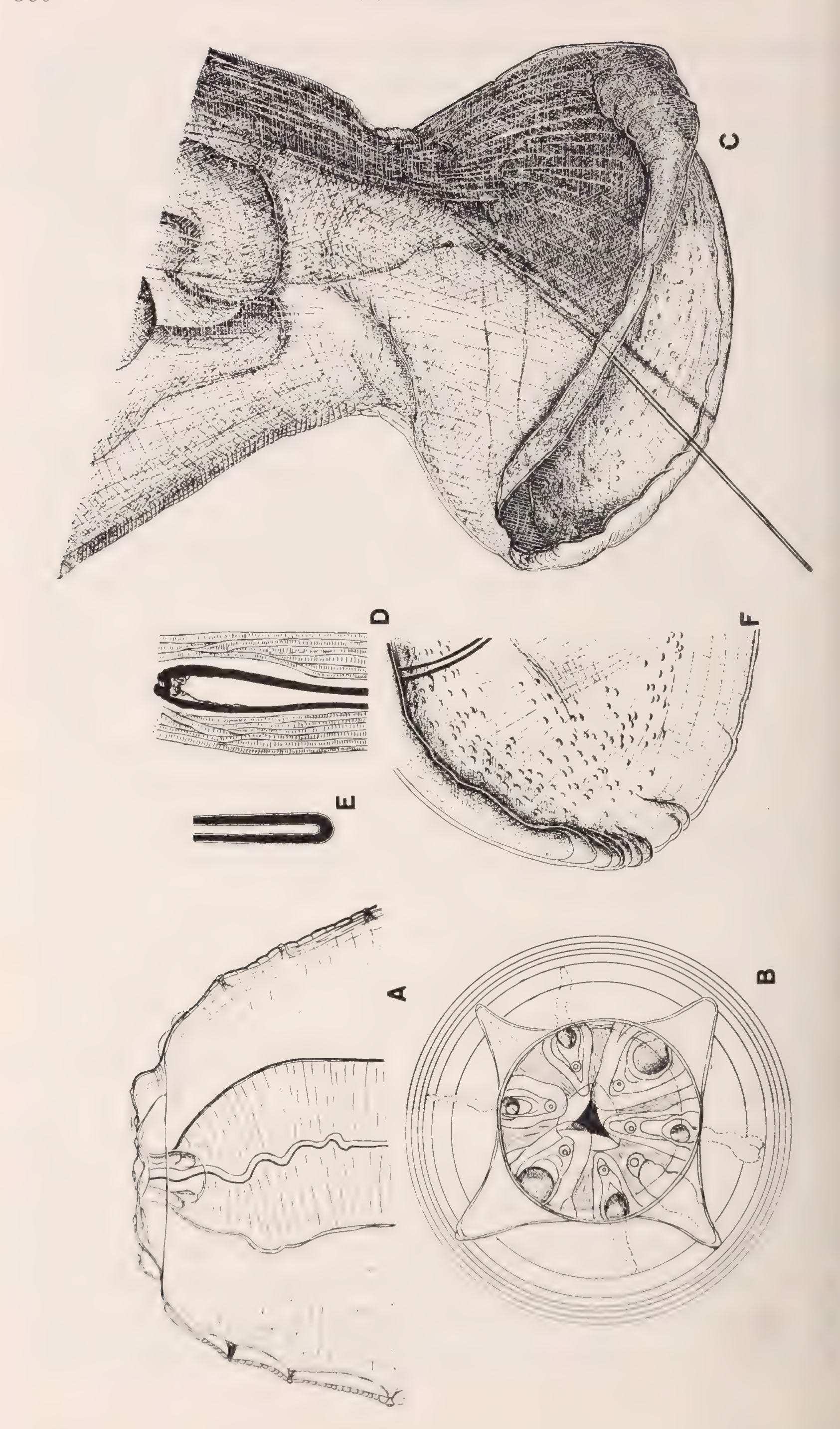
K ö r p e r : langgestreckt, walzenförmig, vorne gerade abgeschnitten, hinten allmählich sich verjüngend bis zur terminal gelegenen Bursa. Das Vorderende ist gegenüber der grössten Körperbreite nicht ganz 6 mal verschmälert. Breite am Vorderende (♂): 693—714 μ; am Vorderende des Oesophagus: 1218—1239 μ; am Vorderende der Testis: 1491—3087 μ; am Hinterende des Oesophagus: 3486—3633 μ; grösste Breite: 3969—4032 μ und am Vorderende der Bursa: 1302—1365 μ.

C u t i c u l a : relativ dick, 41—51,5 μ. Sie zeigt eine feine Transversalringelung, die am Hinterende des Lippenapparates

beginnt und sich bis an das Vorderende der Bursa ersteckt. Daneben stellt man noch eine Longitudinalstreifung fest, die sich über die ganze Länge des Tieres ausdehnt. Auf den deutlich ausgebildeten Laterallinien sind kleine Papillen zu bemerken (Fig. 2 A), wie dies auch bei *Dioctophyme renale* der Fall ist. Während aber hier die Zahl der Papillen sich bis auf 170 steigert, können beim vorliegenden Parasiten nur 95—100 Papillen festgestellt werden. Die erste Papille liegt 241—262 μ, die letzte Papille 22,365 mm hinter dem Vorderende.

V o r d e r e n d e (Fig. 2 A, B): in der Dorsalansicht zeigt sich, dass ein Kranz von 6 Lippen vorhanden ist, von denen jede eine kleine Papille aufweist. Die Lippenhöhe beträgt 73,5—105 μ. Der ganze Lippenapparat wird deutlich vom übrigen Körper abgesetzt. Frontal betrachtet (Fig. 2 B) erkennt man, dass die Ausbildung der Lippen keine gleichmässige ist: während die beiden lateralen Lippen recht gross entwickelt werden, bleiben die subdorsalen und subventralen Lippen an Grösse stark zurück, so dass sie kaum die halbe Mächtigkeit der beiden andern Lippen erreichen. Dieser Unterschied in der Grösse lässt sich auch in der Seitenansicht erkennen, wo man sieht, dass sich die lateralen Lippen deutlich von den übrigen Lippen abheben (Fig. 2 A). Jede Lippe besitzt eine kleine, aber gut sichtbare Papille. Ein innerer Papillenkreis, wie er bei *Dioctophyme renale* vorhanden ist, fehlt. Es sei noch beigefügt, dass an der Basis jeder Lippe eine knopfartige Bildung zu bemerken ist, welche auf den ersten Blick eine Papille vortäuscht. Die genaue Betrachtung lehrt aber, dass es sich um eine Auswölbung der Lippe handelt, die sich gegen den Aussenrand der Lippe fortsetzt und als eine Art „Pulpa" betrachtet werden kann. In der Frontalansicht findet sich ausserdem zwischen den beiden subventralen Lippen ein Gebilde, das einen deutlichen Ausfuhrporus aufweist. Ob es sich hier um eine Ventraldrüsenanlage handelt, ist nicht mit Sicherheit feststellbar gewesen.

O e s o p h a g u s : der Oesophagus beginnt hinter dem Lippenapparat und nimmt nach hinten ganz allmählich an Breite zu. Er erreicht eine Länge von 17,556—20,601 mm. Nervenring nicht beobachtet, da der Oesophagus fast vollständig vom Geschlechtsorgan überdeckt wird. Breite am Vorderende: 49,3—50,0%; am Vorderende der Testis: 27,2—36,6% und am Hinterende: 21,9—27,7%.


C
D
E
F
A
B

D a r m : ohne Besonderheiten. Das Rectum (Fig. 2 C) wird kaum entwickelt.

H i n t e r e n d e : die Ausbildung eines Schwanzes fehlt, da der After terminal gelegen ist (Fig. 2 C).

M ä n n l i c h e r G e s c h l e c h t s a p p a r a t : die männliche Geschlechtsröhre füllt fast das ganze Innere des Parasiten aus. Sie ist vielfach gewunden und geschlungen. Nach vorne reicht der Hoden beim reifen Männchen fast an das Vorderende des Oesophagus (651 μ hinter dem Vorderende des Körpers), während der blinde Ast am Hinterende schwierig zu erkennen ist, da die verschlungenen Teile sich bis fast an den Bursa-Ansatz erstrecken (Fig. 2 C). Das Spiculum ist langgestreckt, haarförmig und erreicht eine Länge von 8,463—8,883 mm. Sein Proximalende (Fig. 2 D) hat eine Breite von 147 μ. Während dieses bei *Dioctophyme renale* — aus der Figur 4, Tafel V, von LUKASIAK (1930) zu schliessen — trichterförmig ausgebildet wird, besitzt es bei unserem Parasiten eine keulenförmige Gestalt. Die Wandung der Endkeule ist gegenüber der übrigen Spicularwandung verstärkt und hat eine gewellte Oberfläche im Gegensatz zur glatten Flächenbeschaffenheit des restlichen Spicularkörpers. Das sehr schmale Distalende — Durchmesser 12,6 μ — (Fig. 2 E) ist abgerundet. Das Spicularrohr liegt in einer Membran eingebettet, welche einen deutlich grösseren Durchmesser hat denn der Spicularkörper. Dadurch unterscheidet sich aus das Distalende des Spiculums von dem bei *Dioctophyme renale* (vergl. LUKASIAK (1930): Fig. 2, Taf. IV), wo die Hüllmembran nur ein feines Häutchen darzustellen scheint. Das Spiculum liegt in einer Scheide eingebettet (Fig. 2 D), die sich aus deutlichen Längsmuskelstreifen zusammensetzt und am Proximalende des Spiculums eine Breite von 390 μ aufweist.

Die grosse, terminal gelegene *Bursa copulatrix* (Fig. 2 C) ist durch eine Einschnürung deutlich vom übrigen Körper abgesetzt.

FIG. 2.

Mirandonema intestinalis n. g. n. sp.

A. Vorderende (♂), 80 ×.
B. Frontalansicht des Vorderendes (♂), 80 ×.
C. Hinterende (♂), 56 ×.
D. Proximalende des Spiculums, 80 ×.
E. Distalende des Spiculums, 400 ×.
F. Partie aus der Innenseite der Bursa, 80 ×.

Die Bursa hat eine trichterförmige Gestalt. Ihr äusserster Rand hat einen Durchmesser, der fast dem doppelten Durchmesser an der Einschnürungsstelle entspricht (2485 μ gegenüber 1302 μ). Der Terminalrand der Bursa wird nach innen eingerollt. Die Wandstärke des Bursarandes beträgt 94,5 μ. Nach vorne nimmt die Dicke zu, sodass sie an der Ausgangsbasis auf 126 μ angewachsen ist, i. e. mehr als doppelt so dick wird wie die der Cuticula. Die Länge der Bursa schwankt zwischen 1659 und 1680 μ. Während die Aussenfläche der Bursa eine radiär angeordnete Longitudinalstreifung besitzt und keine Papillen aufweist, treten auf ihrer Innenfläche zahlreiche Papillen auf. Bei genauer Betrachtung zeigt sich (Fig. 2 F), dass die Papillenreihen, wenn auch die Anzahl der Papillen stark variiert und ihre Anordnung eine unregelmässige zu sein scheint, in konzentrischen Kreisen gelagert sind, welche aber nicht bis in das Zentrum des Bursaltrichters fortgesetzt werden, sondern sich von der Mitte an nach innen mehr und mehr verlieren. Eine Randpapillenbewaffnung und präanale Lateralpapillen, welche Stefanski (1928) bei *Dioctophyme renale* festgestellt hat, fehlen hier vollkommen. Die Grösse der innern Bursalpapillen schwankt zwischen 8,5 und 13 μ.

Wie bei *Dioctophyme renale*, so ist auch bei unserem Parasiten bei der Analöffnung eine Papille vorhanden, die 30 : 52 μ gross wird, die aber, im Gegensatz zur Vergleichsart, keine sekundären Papillen besitzt.

Durch die aufgeführten Merkmale unterscheidet sich *Mirandonema intestinalis* recht deutlich vom gewöhnlichen Nierenwurm der Säugetiere: *Dioctophyme renale* (Goeze 1782).

Superfamilie ASCAROIDEA Railliet und Henry 1915.

Familie **HETEROCHEILIDAE** Railliet und Henry 1915

Unterfamilie **Anisakinae** Railliet und Henry 1912

Anisakis insignis (Diesing 1851).

(Fig. 3 A—J.)

Syn. *Peritrachelius insignis* Diesing 1851.

Wirt: *Inia geoffroyensis* Blainv.

Fundort: Hamburgo, Rio Samiria, Loreto, Perú.

Grösse: ♀ L = 61,383—63,693 mm; α = 40,8—51,3; β = 16,9—19,3; γ = 162,5—177,5; vul = 31,4—32,1%.

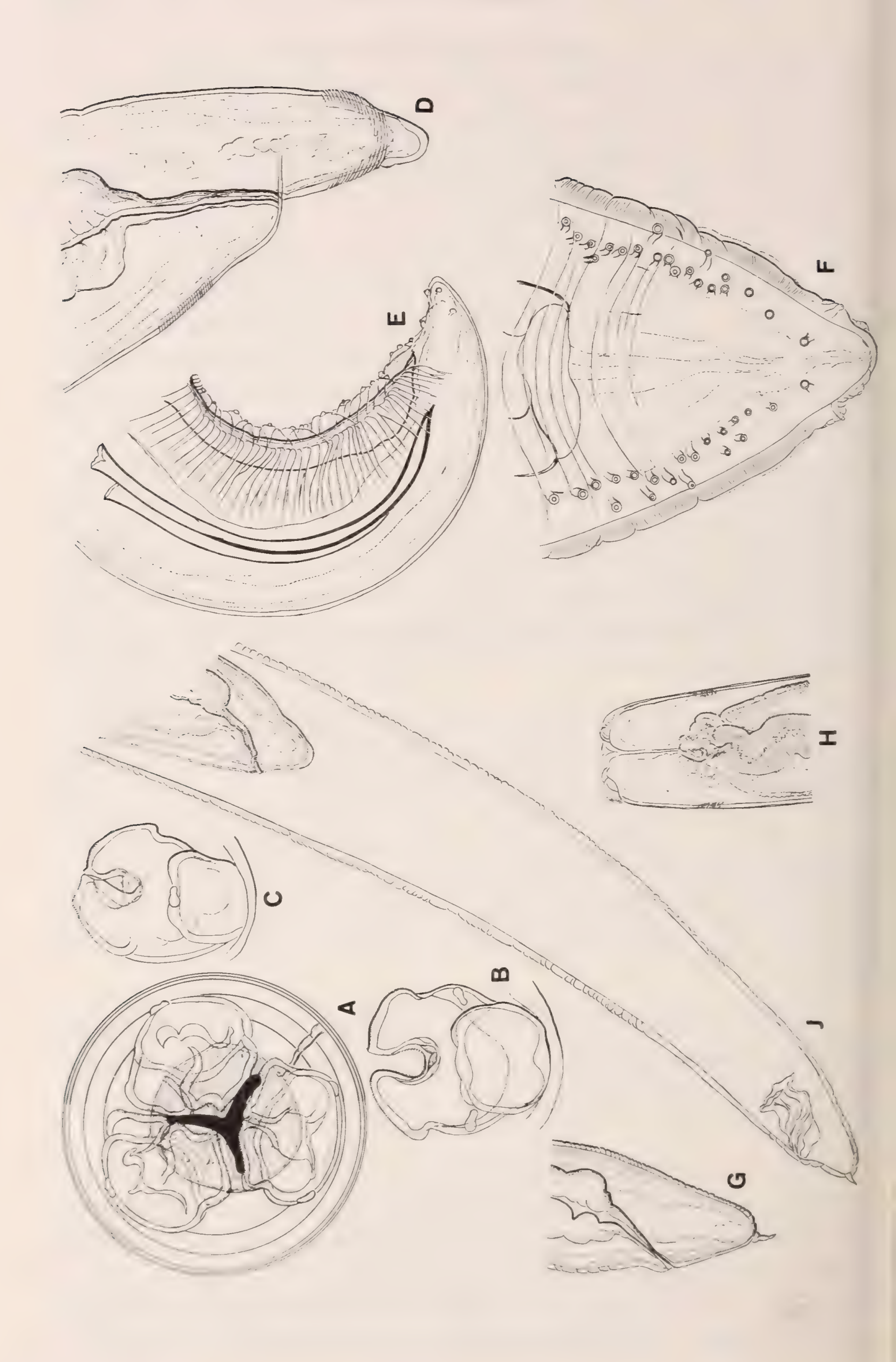
	ve	oeve	nr	oehe	vehe	ovve	vul		ovhe	an	
♀	—	0,34	1,06	5,54	5,91	27,4	31,8	grbr	89,9	99,42	= 62,538 mm
	0,53	0,67	0,79	1,28	1,35	1,96	1,98	2,2	1,56	0,62	

Der Nematode ist zum ersten Male von DIESING 1851 unter dem Namen *Peritrachelius insignis* aus *Inia geoffroyensis* kurz beschrieben und 1855 auch abgebildet worden. 1882 hat dann VON DRASCHE den Parasiten einer genaueren Untersuchung unterworfen und ihn nicht nur morphologisch-anatomisch, sondern auch histologisch eingehend behandelt. Unsere aus dem gleichen Wirte stammenden Ascariden zeigen so viele Artcharaktere der DIESING'schen Species, so dass wohl kaum ein Zweifel besteht, dass es sich um die gleiche Nematodenart handelt, wenn auch, wie wir sehen werden, gewisse Abweichungen im Bau einzelner Organanlagen gegenüber der Beschreibung von v. DRASCHE vorhanden sind, was aber auf die noch unzulänglichen Untersuchungsmittel zurückzuführen ist.

Körper: langgestreckt, nach vorne gegenüber der grössten Körperbreite beim Weibchen 3,6—4,6 mal verschmälert; Hinterende kurz, abgerundet. Breite am Vorderende (♀): 336 μ; am Vorderende des Oesophagus: 420 μ; am Nervenring: 483—504 μ; am Hinterende des Oesophagus: 767—819 μ; am Hinterende des Ventrikels: 830—861 μ; am Vorderende des Ovariums: 1071—1386 μ; an der Vulva: 1092—1386 μ; grösste Breite: 1197—1554 μ; am Hinterende des Ovariums: 882—1112 μ und am Anus: 273—294 μ.

Cuticula: 17—21,5 μ dick, deutlich geringelt. Die Ringel haben eine Breite von 4—6,5 μ, beginnen hinter dem Lippenapparat und sind bei beiden Geschlechtern bis nahe an die Schwanzspitze zu erkennen.

Vorderende: (Fig. 3 A—C): der Lippenapparat ist deutlich vom übrigen Körper durch eine Einschnürung abgesetzt. Die Dorsallippe (Fig. 3 A, B) hat eine Grösse von 419 × 228 μ, während die beiden Ventrolaterallippen (Fig. 3 A, C) 206 × 181 μ erreichen. Die Papillen sind wie üblich angeordnet, d. h. zwei auf der Dorsallippe und je eine Papille auf jeder ventrolateralen Lippe.


D
E
F
H
C
A
B
J
G

Grösse der Lippenpapillen : 8,5—13: 17—25 μ. Jede Lippe ist vorne tief eingebuchtet. Die Zähnchenreihe ist recht schwierig zu sehen. Eine genaue Untersuchung hat aber gezeigt, dass sie über den *ganzen Lippenrand* sich kontinuierlich fortsetzt, also auch im „Sattel", wo v. Drasche (1882) keine Zähnchen beobachtet hat. In der Frontalansicht (Fig. 3 A) erkennt man an der Basis der rechten Seite der Dorsallippe einen Ausfuhrkanal. Ob dieser im Zusammenhang mit der Ventraldrüse steht und ihren Exkretionskanal darstellt, kann nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Eine Kragenbildung, wie sie von Diesing (1855: Taf. V, Fig. 9 und 11) abgebildet worden ist, ist nicht vorhanden. Vermutlich hängt diese Deformation mit Schrumpfungserscheinungen bei schlechter Konservierung zusammen.

Oesophagus: der Oesophagus zeigt den für Ascariden typischen Bau, besitzt aber am Hinterende einen deutlichen Ventrikel, welcher 210—251 μ lang wird oder 1/13—1/17 der Oesophaguslänge ausmacht. Dass das ösophagale Lumen dreistrahlig ist, zeigt sich in der Frontalansicht des Vorderendes (Fig. 3 A). Der Ventrikel ist von v. Drasche (1882) nicht bemerkt worden. Das Vorhandensein dieses Organes reiht den Nematoden in das Genus *Anisakis* Duj. 1845 ein. Breite am Vorderende (♀): 52,5—55,0%; am Nervenring: 37,3—43,5% und am Hinterende: 43,7—45,3%. Der schmale Nervenring liegt 17,9—20,3% der Länge Vorderende—Oesophagushinterende hinter dem Lippenapparat.

Darm: der Bau des Darmes entspricht genau den Angaben von v. Drasche (1882), der ihn, wie folgt, beschreibt: „Man kann zwei Reihen hintereinander liegender, halbmondförmig begrenzter Wülste unterscheiden, die abwechselnd wie die Teile eines Zopfes ineinander greifen." Das Rectum ist scharf abgesetzt (Fig. 3 D) und erreicht beim Weibchen eine Länge von 357—420 μ.

Fig. 3.

Anisakis insignis (Dies. 1851).

A. Frontalansicht des Vorderendes (♀), 200 ×.
B. Dorsallippe, 200 ×.
C. Ventrolaterallippe, 200 ×.
D. Hinterende (♀), 120 ×.
E. Lateralansicht des männlichen Hinterendes, 120 ×.
F. Ventralansicht des männlichen Hinterendes, 200 ×.
G. Hinterende der Larve, 280 ×.
H. Häutung des Vorderendes, 200 ×.
I. Häutung des Hinterendes, 200 ×.

H i n t e r e n d e (Fig. 3 D, E): in beiden Geschlechtern kurz, kegelförmig, am Terminalende abgerundet und ohne Endstachel.

W e i b l i c h e r G e s c h l e c h t s a p p a r a t : ohne Besonderheiten. Die Vulva öffnet sich am Ende des ersten Körperdrittels (31,4—32,1%).

M ä n n l i c h e r G e s c h l e c h t s a p p a r a t : die stark gekrümmten Spicula (Fig. 3 E) erreichen eine Länge von 1029 μ; proximal sind sie kelchartig erweitert, 52 μ breit. Dann verengern sie sich gegen die Mitte hin auf 30 μ, um am Hinterende sich lanzettartig wieder auf 43 μ zu erweitern. Das Distalende ist spitz. Die anale Bewaffnung setzt sich aus pränalen und postanalen Papillen zusammen. Während die 46 Paare präanaler Papillen den Angaben von v. Drasche (1882) entsprechen, ist die postanale Papillenbewaffnung vollkommen anders zusammengesetzt. Die erste Präanalpapille befindet sich 2551 μ vor dem After.

P o s t a n a l e P a p i l l e n b e w a f f n u n g (Fig. 3 F): nach v. Drasche (1882) sind nur 6 Paare postanaler Papillen vorhanden, während die genaue Untersuchung lehrt, dass ihre Zahl nicht nur ganz bedeutend gesteigert ist — es treten 22 Paare auf — sondern dass auch ihre Anordnung eine andere ist. Die ersten 20 Paare liegen mit wenig Ausnahmen lateral in einer Reihe und sind alle kurz gestielt, während das 21. und 22. Paar fast am Terminalende des Tieres sich befinden und in die Cuticula eingesenkt sind. Daneben tritt ein ganz schwach entwickeltes Velum auf, das auch v. Drasche (1882) erwähnt hat.

V e r h ä l t n i s s e a m H i n t e r e n d e : Schwanzlänge ♀ 1,21—1,38; ♂ 1,09; Entfernung After—Ovariumhinterende 19,4—22,2; Spicula 7,0; Entfernung After—1. Präanalpapille 17,3.

Neben den ausgewachsenen Tieren sind noch Larven vorgelegen, welche einen kleinen Einblick in die Metamorphose des Nematoden geben.

1 . L a r v e : L = 8,643 mm; α = 36,5; β = 10,8; γ = 88,4.

Das Vorderende ist dadurch charakterisiert, dass der Lippenapparat noch nicht vom übrigen Körper abgetrennt ist. Die Lippen weisen nicht den Bau der fertigen Lippen auf, sondern sind nur ganz schwach angedeutet. Der Ventrikel ist im Vergleich zum Oesophagus recht gross, d. h. 1/3,5 der oesophagalen Länge, während er beim

reifen Weibchen 1/13—1/17 der Oesophaguslänge einnimmt. Das Schwanzende (Fig. 3 G) zeigt noch einen deutlich entwickelten Endstachel, der 26 μ lang wird.

2. Larve: L = 13,8159—13,906 mm; α = 44,3—48,0; β = 10,0—11,3; γ = 179—214.

Schreitet die Entwicklung weiter fort, so streckt sich die Larve, sodass vor allem die relative Körperbreite grösser wird (α = 44,3—48,0 gegenüber α = 36,5). Bei der Häutung wird die ganze larvale Kopforganisation abgestreift (Fig. 3 H), nachdem das Tier den typischen Labialapparat ausgebildet hat. Im Vergleich zur Oesophaguslänge wird der Ventrikel kürzer: er beträgt nur noch 1/4—1/7 der ösophagalen Länge. Ausserdem bleibt das Hinterende im Vergleich zur Körperlänge sehr zurück (γ = 179—214 während γ bei jüngeren Larven noch 88,4 ist). Im Häutungsstadium (Fig. 3 J) zeigt sich aber auch, dass mit der Abstreifung der larvalen Cuticula nicht nur der Terminalstachel abgestossen, sondern auch das ganze Rectum mitgerissen wird, was von neuem beweist, dass dieser Teil des Darmkanales ektodermaler Natur ist.

Superfamilie SPIRUROIDEA Railliet und Henry 1915.

Familie **PHYSALOPTERIDAE** Leiper 1908.

Unterfamilie **Physalopterinae** Railliet 1893.

Genus PHYSALOPTERA Rud. 1819.

Tetradelphis.

Physaloptera bluntschlii n. sp.

(Fig. 4 A—H.)

Wirt: *Centetes* spec.: Magenwand.

Fundort: Tampina, Madagascar.

Grösse: ♀ L = 37,926—41,160 mm; α = 32,8—34,4; β = 7,03—7,69; γ = 78,3—92,2; vul = 23,4—25,8%.

	ve	oeve	oe_1he	oe_2he	ovve	vul		ovhe	an	
♀	—	0,26	1,63	13,6	19,3	25,0	grbr	92,6	98,85	= 39,921 mm
	0,48	0,77	1,14	2,16	2,63	2,67	2,98	2,23	0,98	

♂ L = 23,814—25,557 mm; α = 25,8—29,9; β = 5,28—5,76; γ = 21,4—23,2.

	ve	oeve	oe$_1$he	oe$_2$he	teve		vdve	deve	an	
♂ (Zähler)	—	0,4	2,29	18,2	31,0	grbr	79,6	84,7	95,7	= 24,423 mm
(Nenner)	0,69	1,07	1,4	2,98	3,1	3,53	3,33	3,24	1,94	

Im Jahre 1897 hat v. Linstow (1897) aus *Centetes ecaudatus* von Madagaskar eine Physaloptera: *Physaloptera coelebs*, beschrieben. Die Beschreibung ist aber sehr kurz und mangelhaft und basiert nur auf Männchen. Ein Vergleich mit der vorliegenden Art zeigt aber deutlich, dass es sich nicht um die gleiche Species handeln kann. Abgesehen von den Grössenunterschieden (v. Linstow's Männchen sind nur 7,3 mm lang), weicht der Bau des männlichen Hinterendes stark von dem unserer Art ab. So fehlen z. B. die terminal gelegenen, langgestielten Endpapillen; auch die Präanalpapillen liegen viel näher dem Anus, denn dies bei *Ph. coelebs* der Fall ist.

In unserem Material haben wir zwei *Physaloptera*-Arten aus zwei verschiedenen Gattungen der *Insectivora*. Neben dem Parasiten aus *Centetes* sind auch in *Ericulus* spec. Würmer der Unterfamilie *Physalopterinae* gefunden worden, die aber, wie weiter unten gezeigt werden soll, mit den Schmarotzern des Tanreks nicht identisch sind.

Aus Insektivoren sind bis heute — so weit uns bekannt ist — neben *Physaloptera coelebs* v. Linstow noch vier Physaloptera-Arten beschrieben worden:

1. *Physaloptera clausa* aus *Erinaceus europaeus* (Europa);
2. » *dispar* aus *Erinaceus albiventris* (Nigeria);
3. » *incurva* aus *Erinaceus frontalis* (Kalahari);
4. » *limbata* aus *Scalops canadensis* (Philadelphia).

Physaloptera clausa Rud. 1819 fällt von vorneherein ausser Betracht, da das Weibchen sich durch 2 Uteri auszeichnet, während unsere Parasitenweibchen 4 Uteri besitzen. Was *Ph. limbata* Leidy 1856 anbelangt, so ist die Art ungenügend beschrieben, sodass sie nicht zum Vergleich herangezogen werden kann. Von *Ph. dispar* Linstow 1904 (1904) ist zu sagen, dass sich die Art von allen Vertretern des Genus dadurch zu unterscheiden scheint, dass dem männlichen Hinterende jegliche Ornamentierung fehlt. *Ph. incurva*

Linstow 1908 (1910) hat eine männliche Caudalbewaffnung, die sich — sofern die Beobachtungen von v. Linstow richtig sind — dadurch von unseren Tieren abtrennt, dass

a) im innern Ventralfeld die Ornamentierung fehlt;
b) an Stelle von 3 präanalen Papillen nur die mediane Präanalpapille vorhanden ist, und
c) postanal 3 Paare von Papillen auftreten, während bei unseren Arten die üblichen 5 Paare festgestellt werden können.

K ö r p e r : beim Weibchen rel. schlank, beim Männchen etwas plumper und kürzer gebaut. Das Vorderende zeigt eine schmal entwickelte Cuticularfalte und verschmälert sich beim Weibchen (auf der Höhe der Cuticularfalte) etwas mehr als 4, beim Männchen etwas weniger als 3,5 mal gegenüber der grössten Körperbreite. Nach hinten nimmt diese ganz allmählich ab. Das Hinterende wird bei beiden Geschlechtern abgerundet. Breite am Vorderende: ♀ 189—199 μ; ♂ 157—178 μ; am Vorderende des Oesophagus: 273—336 μ resp. 210—368 μ; am Hinterende des ersten Oesophagusteiles: 441—462 μ resp. 315—378 μ; am Hinterende des zweiten Oesophagusteiles: 819—903 μ resp. 672—756 μ; am Vorderende der Testis: 714—798 μ; an der Vulva: 1008—1155 μ; grösste Breite: 1164—1239 μ resp. 798—924 μ; am Hinterende der Ovarien: 798—956 μ; am Vorderende der Vas deferens: 777—840 μ; am Vorderende des Ductus ejaculatorius: 756—810 μ und am After: 368—410 μ resp. 462—504 μ (ohne Bursa).

C u t i c u l a : aus zwei Schichten bestehend, von denen die äussere Schicht bedeutend breiter ist als die innere. Dicke der Cuticula: ♀ 6,6—12,9 + 17,2—25,8 μ; ♂ 4,5 + 12,7—21,3 μ. Neben einer groben Ringelung weist die Cuticula eine sehr feine Radiärstreifung auf. Daneben tritt eine feine Longitudinalstreifung auf, die vor allem am Vorderende deutlich zu sehen ist. Am Vorderende des Körpers wird seine Umhüllung gefaltet und bildet eine Art „Kragen", in den der Lippenapparat teilweise eingesenkt wird (Fig. 4 A). Cervicalpapillen scheinen zu fehlen.

V o r d e r e n d e (Fig. 4 A—C): wie bei allen Vertretern des Genus treten auch hier zwei Lippen auf, welche beim Weibchen 95—122 μ, beim Männchen 60—95 μ hoch werden. Die Ventralansicht (Fig. 4 A) lässt erkennen, dass jede Lippe einen grossen

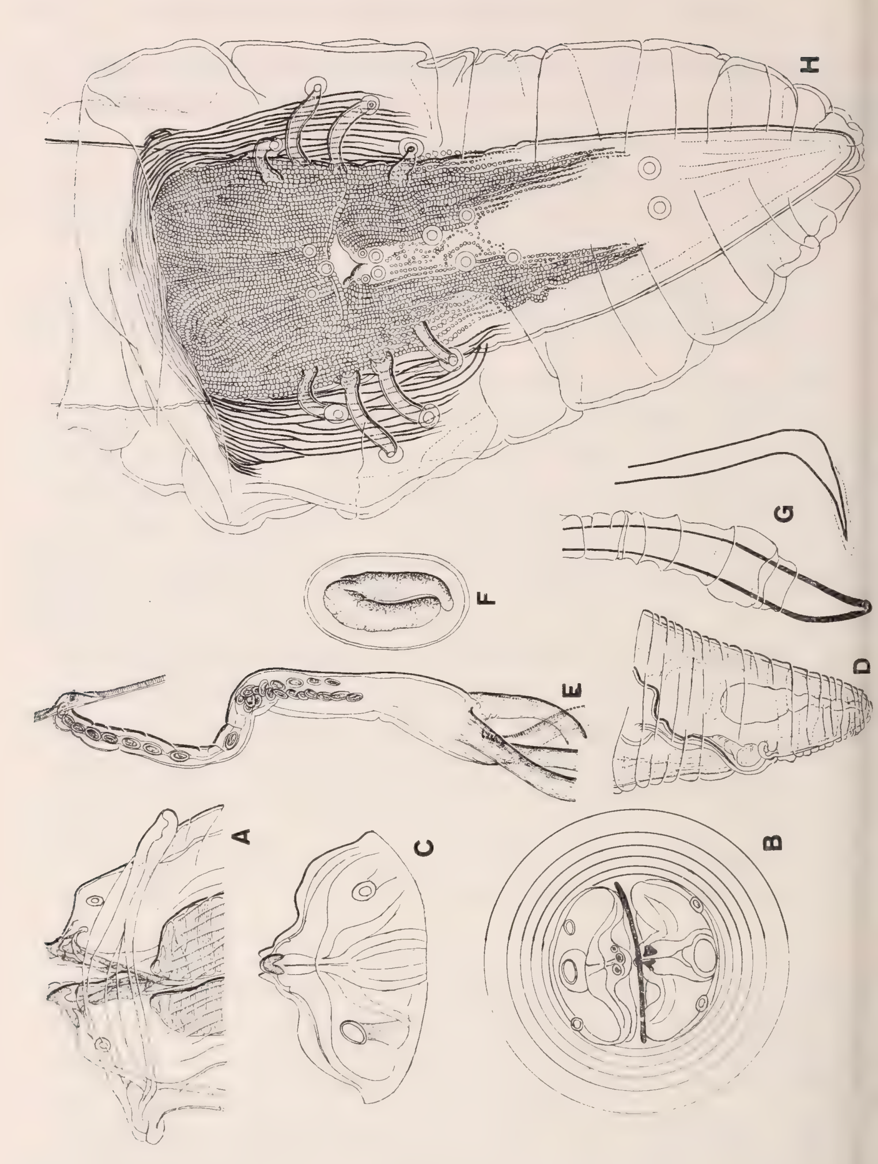


Fig. 4.

Physaloptera bluntschlii n. sp.

A. Vorderende (♀), 280 ×.
B. Frontalansicht des Vorderendes (♀), 280 ×.
C. Lippe, 400 ×.
D. Hinterende (♀), 80 ×.
E. Verzweigung der Uteri, 80 ×.
F. Ei, 900 ×.
G. Spicula, 280 ×.
H. Ventralansicht des männlichen Hinterendes, 160 ×.

Zahn besitzt, an dessen Innenrand zwei kleinere Zähne sich befinden. Lateral betrachtet (Fig. 4 C) sieht man, dass zum grossen Medianzahn ein Drüsenorgan führt, und dass die Lippen zwei deutliche, flügelartige Erweiterungen zeigen, in welchen sich die nervenführenden Papillen befinden. Frontal betrachtet (Fig. 4 B) lassen sich alle diese Teile recht deutlich von einander unterscheiden, besonders aber die Drüsenanlage des Medianzahnes. Eine zusätzliche Zähnchenbewaffnung ist nicht vorhanden.

O e s o p h a g u s : der Muskelteil nimmt beim Weibchen 1/9—1/11, beim Männchen 1/8,5—1/11 der gesamten ösophagalen Länge ein. Nach hinten anschwellend, besitzt das Terminalende des Oesophagus am Übergange zum Darmkanal eine kleine, aber deutliche Cardia. Breite am Vorderende: ♀ 46,7—56,2%; ♂ 34,3—60,0%; am Hinterende des ösophagalen Muskelteiles: 38,5—40,8% resp. 37,4—46,6%; am Hinterende des Oesophagus: 55,8—56,4% resp. 47,3—54,7%. Der Nervenring umgibt den Muskelteil des Oesophagus gerade vor seinem Hinterende.

D a r m : ohne besondere Eigenschaften. Rectum kürzer als die anale Breite, vom übrigen Darm scharf abgeschnitten.

H i n t e r e n d e (Fig. 4 D, H): beim Weibchen kurz, konisch, abgerundet, ohne Caudalpapillen; beim Männchen bedeutend länger, von einer grossen Bursa umgeben, terminal spitzer abgerundet als beim Weibchen.

W e i b l i c h e r G e s c h l e c h t s a p p a r a t : die Vulva (Fig. 4 E) liegt am Ende des ersten Körperviertels und ist durch schwach ausgebildete Lippen charakterisiert. Die nach hinten gerichtete Vagina ist stark muskulös und erreicht eine Länge von 714—987 μ und eine Breite von 84—105 μ. Sie geht in eine deutlich abgesetzte Eikammer über, welche 756—798: 199—210 μ gross wird und sich dadurch auszeichnet, dass ihre Wände nicht mehr die Dicke haben, wie die der Vagina. Der von ORTLEPP (1922) angegebene „common trunk" ist von der Kammer nicht abgetrennt, kann also als solcher nicht erkannt werden. Terminal gehen von der Eikammer vier Uteri ab, die beim reifen Weibchen vielfach gewunden sind, und nach vorne weit über die Vagina reichen. Die dickschaligen Eier (Fig. 4 F) enthalten einen Embryo. Ihre Grösse schwankt zwischen 47—54 (50): 21,5—30 (28) μ. Dicke der Schale: 2,1—3,2 μ.

Männlicher Geschlechtsapparat: die Vas deferens erreicht eine Länge von 1176—1365 μ und zeichnet sich durch eine dickwandige Umhüllung aus. Die Wandstärke schwankt zwischen 17,2—25,8 μ. Vom übrigen Teil des männlichen Geschlechtsapparates wird sie durch eine deutliche Einschnürung abgetrennt. Der daran anschliessende Ductus ejaculatorius wird 2352—2877 μ lang. Die Spicula sind ungleich gebaut (Fig. 4 G). Das rechte Spiculum hat eine Länge von 309—331 μ und eine Breite von 21,5 μ. Vom Proximalende aus erweitert es sich ganz allmählich, um dann, stark verbreitert, rechtwinklig abzubiegen. Das Distalende stellt eine scharfe Spitze dar. Ausserdem besitzt es eine lamellöse Membran, die sich bis in die Hälfte des abgebogenen Terminalteiles erstreckt. Das linke Spiculum besitzt die Form eines geschweiften Messers und hat eine Länge von 331—348 μ, bei einer Breite von 30—39 μ. Proximal, wie das rechte Spiculum, nicht geknöpft, erweitert sich das linke Spiculum nach hinten schaufelartig, um dann terminal allmählich in einer abgerundeten Spitze auszulaufen. Bei genauer Betrachtung zeigt sich, dass das Spiculum in einer membranösen Scheide liegt, die eine deutliche Ringelung besitzt. Die anale Bewaffnung setzt sich aus folgenden Teilen zusammen (Fig. 4 H):

1. Bursa: sie reicht um nicht ganz die halbe Schwanzlänge vor den After und umgibt das Hinterende bis zu seiner Terminalspitze. Länge der Bursa: 1433—1722 μ oder 1/14—1/15,5 der gesamten Körperlänge.

2. Ornamentierung der Ventralseite: sie setzt sich aus zwei Teilen zusammen, welche deutlich von einander abgetrennt sind. Der Aussenrand des Feldes wird von einfachen, zum Teil verzweigten Rippen gebildet, welche sich bogenförmig um die Proximalbasis des eigentlichen Tuberkelfeldes lagern. Lateral reichen diese Rippen nach hinten bis zur letzten gestielten Papille. Das eigentliche Tuberkelfeld liegt innerhalb dieser Rippen, reicht aber hinten fast bis an das letzte postanale Papillenpaar heran. Während im allgemeinen der Verlauf der Tuberkelreihen ein regelmässiger ist, verschwindet diese Regelmässigkeit im Zentrum hinter dem After, wo nur aufgelöste Tuberkelansammlungen zu sehen sind, die bis zum 4. postanalen Papillenpaar bemerkbar sind.

3. Gestielte Papillen: vier Paare, von denen 2 prä- und 2 postanal liegen. Keine der Papillen erreicht den Bursarand. Grösse der Papillen: I. 116—172: 26 μ; II. 138—241: 28—30 μ; III. 125—224: 26—30 μ; IV. 112—151: 26—28 μ.

4. Sessile Papillen: *a*) 3 präanale Papillen, von denen die mittlere Papille direkt auf der vorderen Afterlippe liegt. *b*) 5 Paare postanaler Papillen: die ersten 2 Paare, von denen das erste recht klein bleibt, sind einander, gerade hinter dem After, stark genähert. Das 3. und 4. Paar befinden sich im ersten Drittel des Schwanzes, gerade hinter dem letzten gestielten Papillenpaar. Die Papillen liegen aber paarweise nicht auf der gleichen Höhe, sondern in einer rhombenförmigen Anordnung, d. h. die linke dritte Papille hat die proximalste, die 4. rechte Papille die distalste Lage. Das letzte Papillenpaar ist am Ende des zweiten Schwanzdrittels inseriert.

Verhältnisse am Hinterende: Schwanzlänge: ♀ 1,1—1,27; ♂ 2,21—2,45; Entfernung After—Ovarhinterende: 5,14—7,65; linkes Spiculum 0,72—0,75; rechtes Spiculum 0,67—0,72.

Physaloptera ericuli n. sp.

(Fig. 5 A—F.)

Wirt: *Ericulus* spec.: Magen.

Fundort: Tampina, Madagaskar.

Grösse: ♀ L = 24,423—28,686 mm; α = 29,9—31,4; β = 5,06—5,98; γ = 82,3—97,1; vul = 50,0%.

	ve	oeve	oe_1he	cedr	poex	oe_2he	ovve	vul		ovhe	an
♀	—	0,32	2,54	4,2	5,9	18,0	34,4	50,0	grbr	94,3	98,87
	0,66	0,99	1,5	1,62	1,87	2,92	2,95	3,0	3,28	2,29	0,97

= 26,922 mm

♂ L = 22,848 mm; α = 29,1; β = 5,61; γ = 30,3.

	ve	oeve	oe_1he	cedr	poex	oe_2he		teve	vdve	deve	an
♂	—	0,37	2,85	4,5	5,06	17,8	grbr	64,0	71,0	79,7	96,7
	0,64	1,14	1,74	1,93	2,02	3,03	3,44	3,39	3,31	3,22	2,2

= 22,848 mm

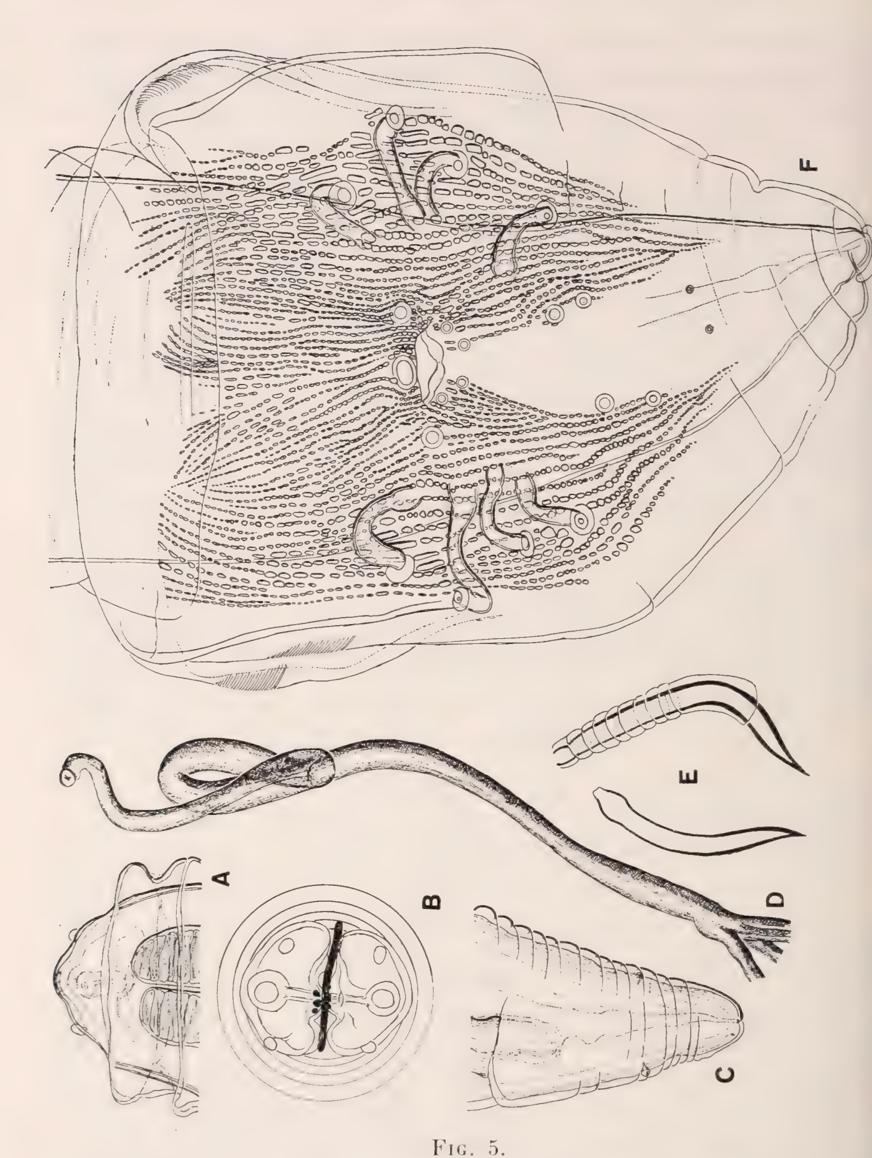


Fig. 5.

Physaloptera ericuli n. sp.

A. Vorderende (♀), 280 ×.
B. Frontalansicht des Vorderendes (♀), 280 ×.
C. Hinterende (♀), 200 ×.
D. Verzweigung der Uteri, 80 ×.
E. Spicula, 280 ×.
F. Ventralansicht des männlichen Hinterendes, 160 ×.

K ö r p e r : beim Weibchen etwas schlanker gebaut als beim Männchen. Das Vorderende, das eine deutlich entwickelte Cuticularfalte besitzt, verschmälert sich beim Weibchen gegenüber der grössten Körperbreite 6 mal, beim Männchen 5 mal. Das Hinterende ist bei beiden Geschlechtern abgerundet. Breite am Vorderende: ♀ 147—210 μ; ♂ 147 μ; am Vorderende des Oesophagus: 251—273 μ resp. 255 μ; am Hinterende des muskulösen Oesophagusteiles: 357—462 μ resp. 399 μ; an den Cervicaldrüsen: 388—463 μ resp. 441 μ; am Porus excretorius: 504 μ resp. 462 μ; am Hinterende des Oesophagus: 705—861 μ resp. 693 μ; am Vorderende der Ovarien: 841 μ; an der Vulva: 714—903 μ; grösste Breite: 777—945 μ resp. 789 μ; am Vorderende der Testis: 777 μ; am Hinterende der Ovarien: 504—790 μ; am Vorderende der Vas deferens: 756 μ; am Vorderende des Ductus ejaculatorius: 714 μ und am After: 231—294 μ resp. 504 μ.

C u t i c u l a : die Dicke der Cuticula schwankt beim Weibchen zwischen 22—35 μ, während sie beim Männchen 26 μ erreicht. Sie ist neben einer groben Ringelung deutlich fein geringelt. Bei genauer Betrachtung zeigt sich, dass die Cuticula mehrschichtig ist. Beim Männchen sind drei Schichten vorhanden, von denen die mittlere die breiteste (19,5 μ), die äusserste die schmälste (2,5 μ) ist. Beim Weibchen steigt die Zahl der Cuticularschichten bis auf 5. Auch hier ist die Mittelschicht die mächtigste (Breite der Schichten von innen nach aussen: 4,5 + 6,5 + 13 + 8,5 + 2,5 μ). Das Vorderende (Fig. 5 A) wird zur Hälfte in die Cuticularfalte eingesenkt. Die Cervicaldrüsen liegen hinter dem Muskelteil des Oesophagus. Sie befinden sich beim Weibchen 924—1491 μ, beim Männchen 1029 μ hinter dem Vorderende.

V o r d e r e n d e (Fig. 5 A, B): die beiden Lippen erreichen beim Weibchen eine Höhe von 73—90 μ, beim Männchen 93 μ. In der Mitte besitzen sie am Innenrande etwas hinter dem Vorderende einen dreiteiligen Zahn. Ausserdem weisen sie die zwei üblichen Papillen auf. Frontal betrachtet zeigt sich, dass der Medianzahn, wie dies bei *Physaloptera bluntschlii* der Fall ist, einen Drüsenapparat besitzen. Eine andere Zahnapparatur fehlt.

O e s o p h a g u s : vom üblichen Bau nicht abweichend. Der Muskelteil nimmt beim Weibchen 1/7,5—1/8,5, beim Männchen 1/7 der gesamten Oesophaguslänge ein. Breite am Vorderende:

♀ 45,8—57,7%; ♂ 48,0%; am Hinterende des ersten Oesophagusteiles: 36,3—39,4% resp. 36,8% und am Hinterende: 37,5—43,3% resp. 51,6%. Der Nervenring umgibt den Oesophagus gerade vor dem Hinterende des Muskelteiles. Die Ventraldrüse mündet immer hinter den Cervicaldrüsen aus. Der Porus excretorius befindet sich beim Weibchen 1449 μ, beim Männchen1 210 μ hinter dem Vorderende.

D a r m : cardia flach entwickelt. Rectum allmählich sich aus dem Darme entwickelnd.

H i n t e r e n d e (Fig. 5 C, F): das abgerundete Hinterende ist beim Weibchen sehr kurz. Die Caudaldrüsen münden in der hinteren Schwanzhälfte nach aussen und sind deutlich sichtbar. Das Männchen hat ein bedeutend längeres Hinterende, das, wie üblich, von der Bursa umschlossen wird.

W e i b l i c h e r G e s c h l e c h t s a p p a r a t : die Vulva liegt relativ weit hinten, d. h. sie befindet sich in der Körpermitte. Von ihr aus geht eine langgestreckte Vagina (Fig. 5 D), die in Schlingen gelegt wird und je nach Grösse des Weibchens 2667—4263 μ lang wird. Ihre Breite variiert zwischen 63 und 126 μ. Die Eikammer bleibt dagegen rel. kurz, d. h. 924—966 μ und geht allmählich aus der Vagina hervor. Ihre Breite schwankt zwischen 147—168 μ. Von ihr aus zweigen am Hinterende die vier Uteri ab, welche vielfach verschlungen in die Ovarien übergehen. Die dickschaligen, einen Embryo einschliessenden Eie rwerden 43—54 (50): 17—26 (23) μ gross.

M ä n n l i c h e r G e s c h l e c h t s a p p a r a t : die Testis ist vorne umgeschlagen. Die dickwandige Vas deferens (Wandstärke: 11—17 μ) erreicht eine Länge von 1995 μ, während der deutlich abgesetzte Ductus ejaculatorius fast doppelt so lang wird, d. h. 3885 μ. Die Spicula (Fig. 5 E) sind ungleich. Das linke Spiculum hat eine Länge von 305 μ bei einer Breite von 21,5 μ. Proximal ist es leicht eingeschnürt. Im 2. Drittel biegt es rechtwinklig ab, um terminal in einer Spitze zu enden. Das ganze Spiculum ist in einer 43 μ breiten Scheide eingebettet. Das rechte Spiculum ist säbelförmig gekrümmt und wird 236 μ lang und 18 μ breit. Hinter seinem Proximalende zeigt es eine leichte Erweiterung. Das Distalende ist spitz. Das ganze Hinterende wird auffallend stark ventralwärts gekrümmt. Seine anale Bewaffnung setzt sich aus folgenden Teilen zusammen:

1. Bursa: sie hat eine Länge von 1344 μ, d. h. sie nimmt 1/17 der Körperlänge ein und reicht fast um die Schwanzlänge vor den After.

2. Ornamentierung der Ventralseite: die Ventralseite besitzt eine aus Tuberkeln zusammengesetzte Ornamentierung. Präanal bleiben auf der innern Ventralfläche die Tuberkeln rel. klein, um dann latero-ventral nicht nur an Grösse zuzunehmen, sondern auch weiter auseinander stehende Reihen zu bilden. Postanal setzen sich die Tuberkeln nur seitlich fort; das Mittelfeld bleibt frei. Die letzten Ausläufer der Ornamentierung liegen auf der Höhe der hintersten Postanalpapillen.

3. Gestielte Papillen: es sind vier Paare vorhanden, von den 2 Paare prä- und 2 Paare postanal inseriert sind. Das 2. präanale Paar erreicht fast den Aussenrand der Bursa. Grösse der Papillen: I. 205: 30 μ; II. 275: 30 μ; III. 176: 26 μ; IV. 163: 23,5 μ.

4. Sessile Papillen: direkt vor dem After befinden sich 3 grosse Papillen, die gegenüber den postanalen Papillen fast die doppelte Grösse erreichen. Am hintern Rande des Afters liegen 2 Paare kleiner Papillen. Paar 3 und 4 der postanalen Papillen sind einander in der vorderen Schwanzhälfte genähert. Das 5. kleinste Paar der Postanalpapillen ist am Ende des 2. Schwanzdrittels inseriert.

Verhältnisse am Hinterende: Schwanzlänge: ♀ 0,96—1,45; ♂ 1,5; Entfernung After—Ovarhinterende: 2,5—8,3; linkes Spiculum 0,6; rechtes Spiculum 0,46.

Die Hauptunterschiede zu *Physaloptera bluntschlii* n. sp. sind folgende:

1. In der Vergleichsart scheinen die Cervicaldrüsen und die Caudalpori zu fehlen.
2. Während die Vulva bei *Physaloptera ericuli* in der Körpermitte ausmündet, befindet sich die weibliche Geschlechtsöffnung der Vergleichsart am Ende des ersten Körperviertels.
3. Die Bursa der Vergleichsart reicht knapp 1/3 der Schwanzlänge vor den After und zeigt eine aus Rippen und Tuberkeln bestehende Ornamentierung, während sie in der vorliegenden Art nur aus Tuberkelteilen sich zusammensetzt, und die

Bursa fast um Schwanzlänge über den After nach vorne reicht.

4. Anordnung und Grösse der analen Papillenbewaffnung des Männchens sind in den beiden Arten deutlich von einander verschieden.

Polydelphis.

Physaloptera dilatata Rud. 1819.

Syn. *Spiroptera dilatata* (Rud. 1819) Duj. 1845.

Wirt: *Cebus* spec.: Magen.

Fundort: Rio Samiria, Loreto, Perú, 1912.

Grösse: ♀ L = 111,384 mm; $\alpha = 28,7$; $\beta = 8,0$; $\gamma = 83,0$; vul = 9,4%.

	ve	oeve	cedr	poex	oe_1he	vul	oe_2he		ovhe	an	
♀	—	0,19	0,83	0,93	1,0	9,4	12,5	grbr	96,57	98,79	= 111,384
	0,34	0,69	1,24	1,24	1,24	2,34	2,38	3,49	2,08	1,43	mm

♂ L = 38,619 mm; $\alpha = 26,0$; $\beta = 6,5$; $\gamma = 18,8$.

	ve	oeve	oe_1he	cedr	oe_2he	teve		vdve	deve	an	
♂	—	0,27	2,05	3,14	15,3	28,8	grbr	61,8	68,2	94,7	= 38,619
	0,54	0,98	1,3	1,57	3,15	3,42	3,85	3,63	3,63	2,39	mm

Physaloptera dilatata (Rud.) ist ein typischer Vertreter der Schmarotzerfauna der Primaten. Bereits Stossich (1889) führt eine ganze Reihe von Affen als Wirte des Parasiten auf. Die Art ist genügend bekannt und beschrieben worden, so dass wir uns mit den Grössenangaben und einigen wenigen Bemerkungen begnügen können.

Körperbreiten: Vorderende ♀: 378 μ; ♂ 210 μ; Oesophagusvorderende: 777 μ resp. 278 μ; Hinterende des ersten Oesophagusteiles: 1386 μ resp. 504 μ; Cervicaldrüsen: 1386 μ resp. 609 μ; Porus excretorius: ♀ 1386 μ; Vulva: 2604 μ; Hinterende des Oesophagus: 2646 μ resp. 1218 μ; Vorderende der Testis: 1333 μ; grösste Breite: 2885 μ resp. 1491 μ; Hinterende der Ovarien: 2310 μ; Vorderende der Vas deferens: 1407 μ; Vorderende des Ductus ejaculatorius: 1407 μ und After: 1596 μ resp. 924 μ.

Dicke der Cuticula: ♀ 84—147 μ; ♂ 26—51 μ.

Lippengrösse: ♀ 210: 378 μ; ♂ 105: 210 μ.

Oesophagusbreiten: Vorderende: ♀ 27,1%; ♂ 44,3%; Hinterende des Muskelteiles: 21,0% resp. 33,3%; Cervicaldrüsen: 18,2% resp. 48,3%; Porus excretorius: ♀ 18,2%; Vulva: 32,3%; Hinterende des Oesophagus: 33,3% resp. 39,7%.

Vulva: sie befindet sich weiter hinten als bei den von Ortlepp (1922) untersuchten Tieren, liegt aber immer präösophagal.

Vagina: Länge 4473 μ; Breite 252 μ.

Eikammer: Länge 1772 μ; Breite 1072 μ.

Zahl der Uteri: 15. Nach Ortlepp (1922) ist die Zahl der Uteri schwankend (11—15).

Eier: 43—48: 28—31 μ (45: 30 μ), dickschalig.

Testis: der vorne umgebogene Hoden zeichnet sich dadurch aus, dass er vor der Vas deferens in eine Schlinge gelegt wird. Jene hat eine Länge von 2520 μ und eine Wandstärke von 21—42 μ; der sich anschliessende und deutlich abgesetzte Ductus ejaculatorius ist auffallend langgestreckt (10,206 mm).

Bursa: Länge 3711 μ, um nicht ganz ihre halbe Länge vor den After sich erstreckend.

Spicula: die beiden Spicula sind etwas ungleich. Während das linke Spiculum 777 μ lang wird, erreicht das rechte eine Länge von 714 μ. Das Distalende der beiden Spicula ist spitz abgerundet.

Grösse der gestielten Papillen: I. 224: 56 μ; II. 335: 60 μ; III. 340: 52 μ; IV. 202: 47,5 μ.

Verhältnisse am Hinterende: Schwanzlänge ♀ 0,84; ♂ 2,22; Entfernung After—Ovarhinterende: 1,55; linkes Spiculum 0,84; rechtes Spiculum 0,77.

Genus Chlamydonema Hegt 1910.

Syn. *Physaloptera* Rud. 1819 e. p.

Im Jahre 1910 hat Hegt aus der Hauskatze in Batavia einen Nematoden — *Chlamydonema felineum* — beschrieben, der sich durch seine grossen Verwandtschaftsbeziehungen in die Familie

der *Physalopterinae* Railliet 1893 einreihen lässt. Da das Genus sehr stark sich an *Physaloptera* Rud. anlehnt — der Unterschied besteht in der Ausbildung einer für das Hinterende charakteristischen Cuticularhülle — hat ORTLEPP (1922) diese neue Gattung in das Genus *Physaloptera* eingeordnet. Ausserdem hat sich gezeigt, dass *Chlamydonema felineum* syn. *Physaloptera praeputialis* Linst. 1889 aus *Felis* spec. ist. Da aber die Cuticularhülle auch für andere *Physaloptera*-Arten ein Charakteristikum ist, haben YORKE und MAPLESTONE (1926) das Genus von HEGT „*Chlamydonema*" wieder eingesetzt.

Nach unseren Untersuchungen zu schliessen, scheint uns die Abtrennung der hieher gehörenden Arten gerechtfertigt zu sein. Bis heute sind vier Species in die Gattung *Chlamydonema* einzureihen:

1. *Chlamydonema praeputialis* (v. Linstow 1889): Wirt: Katzenarten.

   Syn. *Physaloptera praeputialis* v. Linstow 1889.
   ,, *felineum* (Hegt 1910).
   Chlamydonema felineum Hegt 1910.

2. *Chlamydonema malayense* (Ortlepp 1922): Wirt: Katzenarten.

   Syn. *Physaloptera malayense* Ortlepp 1922.

3. *Chlamydonema tumefaciens* (Henry und Blanc 1912): Wirt: *Macacus* und *Pithecus*.

   Syn. *Physaloptera tumefaciens* Henry und Blanc 1912.

4. *Chlamydonema lagothricis* n. sp.: Wirt: *Lagothrix* spec.

Ein Vergleich der 4 Arten untereinander zeigt, dass die Parasiten der Carnivoren Vertreter der Gruppe „*Didelphis*" sind, d. h. dass ihre Weibchen 2 Uteri besitzen, während die Schmarotzer der Primaten zu den *Tetradelphis* (4 Uteri) gehören.

Bestimungstabelle.

1 (4) Weibchen mit zwei Uteri.

2 (3) Cuticularhülle des männlichen Hinterendes distal hinter die Postanalpapillen sich erstreckend. Ventrale Ornamentierung des männlichen Hinterendes aus Tuberkeln bestehend.
Chlamydonema praeputialis (Linst. 1889).

3 (2) Cuticularhülle des männlichen Hinterendes vor dem 3. postanalen Papillenpaar endigend. Ventrale Ornamentierung des männlichen Hinterendes aus parallelen Längsleisten bestehend.
Chlamydonema malayensis (Ortlepp 1922).

4 (1) Weibchen mit vier Uteri.

5 (6) Weibchen kleiner als 60 mm; Männchen kleiner als 35 mm. α ♀ = 60,6—82,7; α ♂ = 22,9—28,4; Tuberkelfeld mit lateraler Stäbchenstruktur.
Chlamydonema tumefaciens (H. u. Bl. 1912).

6 (5) Weibchen grösser als 60 mm; Männchen grösser als 35 mm. α ♀ = 35—38,4; α ♂ = 18,7; Tuberkfeld ohne laterale Stäbchenstruktur.
Chlamydonema lagothricis n. sp.

Chlamydonema lagothricis n. sp.

(Fig. 6 u. 7.)

W i r t : *Lagothrix* spec.: Magen.

F u n d o r t : Rio Samiria, Loreto, Perú.

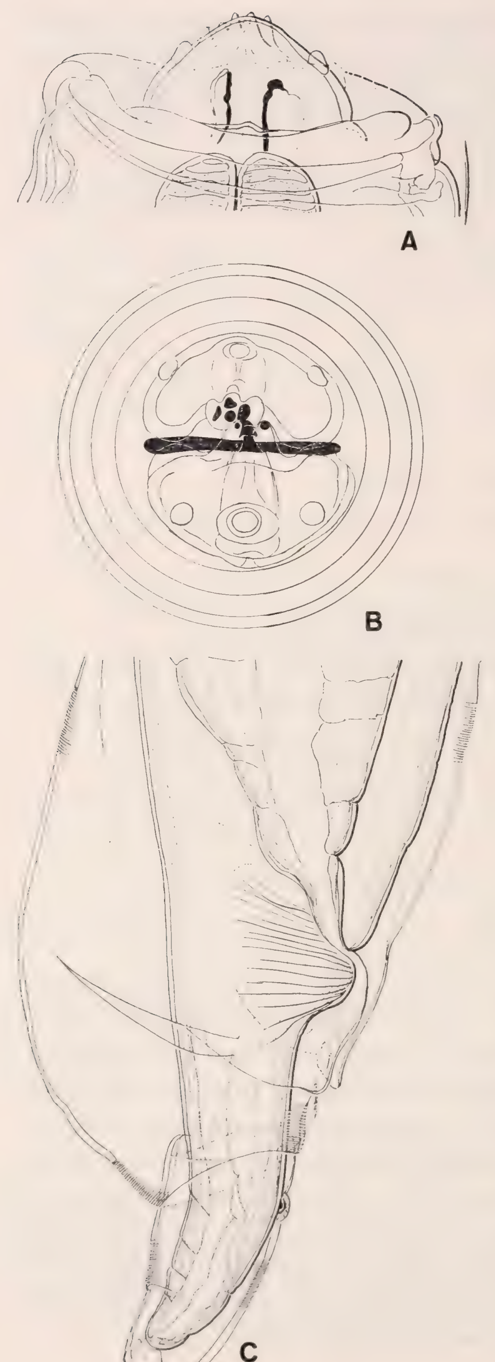
G r ö s s e : ♀ L = 74,298—79,107 mm; α = 26,6—27,4; β = 5,87—6,32; γ = 35,0—38,4; vul = 17,6—21,8%.

	ve	oeve	oe$_1$he	cedr	oe$_2$he	ovve	vul		ovhe	an	
♀	—	0,24	1,63	2,03	16,5	16,5	19,6	grbr	94,3	97,26	= 76,335 mm
	0,37	0,65	0,96	1,01	2,27	2,27	2,66	3,72	2,59	2,03	

♂ L = 46,746 mm; α = 27,1; β = 4,62; γ = 18,7.

	ve	oeve	oe$_1$he	cedr	oe$_2$he	teve		vdve	deve	an	
♂	—	0,31	2,1	2,91	21,7	46,3	grbr	75,8	81,6	94,7	= 46,746 mm
	0,49	0,9	0,99	1,3	2,5	3,36	3,69	3,63	3,59	2,06	

Im Jahre 1938 haben wir (1938 *a*) die Art *Chlamydonema tumefaciens* (Henry und Blanc 1912) einer eingehenden Untersuchung unterzogen und auf die Eigenarten aufmerksam gemacht. Der Parasit lebt als Schmarotzer in verschiedenen Affenarten. Es liegt daher nahe, die vorliegende Art mit der genannten Species zu vergleichen. Zahlreiche Einzelheiten unterscheiden beide Parasiten so deutlich von einander, dass kein Zweifel über die Artverschiedenheit bestehen kann. Die hauptsächlichsten Abweichungen sollen unten in einer Tabelle zusammengestellt werden.



Körper: langgestreckt, plump gebaut, nach vorne stärker verschmälert als am distalen Ende, das abgerundet ist. Von den vorhandenen Männchen ist nur ein Individuum unverletzt gewesen. Die andern Exemplare sind nur in Bruchstücken vorhanden, z. T. besitzen sie kein Vorderende mehr. Verschmälerung des Vorderendes gegenüber der Breite am Hinterende des Oesophagus: ♀ 1 : 5,5—6,5; ♂ 1 : 5. Breite am Vorderende: ♀ 273—315 μ; ♂ 231 μ; am Vorderende des Oesophagus: 462—525 μ resp. 420 μ; am Hinterende des muskulösen Oesophagusteiles: 714—735 μ resp. 462 μ; auf der Höhe der Cervicaldrüsen: 735—798 μ resp. 609 μ; am Hinterende des Oesophagus: 1701—1764 μ resp. 1176 μ; am Vorderende der Ovarien: 1491—2016 μ; an der Vulva: 1806—2247 μ; am Vorderende der Testis: 1575 μ; grösste Breite:

Fig. 6.

Chlamydonema lagothricis n. sp.

A. Vorderende (♀), 200 ×.
B. Frontalansicht des Vorderendes (♀), 200 ×.
C. Hinterende (♀), 56 ×.

2709—2961 μ; resp. 1722 μ; am Vorderende der Vas deferens: 1701 μ; am Hinterende der Ovarien: 1785—2226 μ; am Vorderende des Ductus ejaculatorius: 1680 μ und am After: 1365-1680 μ resp. 966 μ.

C u t i c u l a : neben einer groben Ringelung zeigt die Cuticula eine feine Radiärstreifung, die vom Vorderende bis in das Schwanzende verfolgt werden kann. Die Cuticula erreicht beim Weibchen eine Dicke von 63—126 μ, beim Männchen 42—63 μ. Am Vorderende bildet sie eine kragenförmige Ausstülpung, in die der Lippenapparat teilweise eingesenkt wird. Das Hinterende zeigt die für die Gattung charakteristische Cuticularhülle, die in beiden Geschlechtern etwas über das Terminalende des Tieres reicht. Die Cervicalpapillen liegen immer hinter dem Hinterende des muskulösen Oesophagusteiles. Sie befinden sich beim Weibchen 1365—1680 μ, beim Männchen 1386 μ hinter dem Vorderende.

V o r d e r e n d e (Fig. 6 A, B): typisch gebaut. Die beiden Lippen erreichen beim Weibchen eine Grösse von 273—315: 168—189 μ, beim Männchen 241: 147 μ. An ihrer Innenseite befindet sich die dreiteilige Zahnanlage. In der Frontalansicht (Fig. 6 B) erkennt man, dass auch bei dieser Art dieses Organ mit einer Drüse in Verbindung steht. Jede Lippe zeigt ausserdem noch die zwei grossen, seitlichen Papillen. Ähnlich, wie dies bei *Chlamydonema tumefaciens* der Fall ist, kann auch hier eine Art „Mundhöhle" erkannt werden, die eine schwache Cuticularverstärkung aufweist.

O e s o p h a g u s : der Muskelteil nimmt beim Weibchen 1/13—1/19 (bei einem Tiere war das Vorderende stark zusammengeschrumpft, was bewirkte, dass der erste Oesophagusteil im Vergleich zum Drüsenteil recht kurz war), beim Männchen 1/12 der gesamten Oesophaguslänge ein. Breite am Vorderende: ♀ 36,0—50,0%; ♂ 35,0%; am Hinterende des Muskelteiles: 29,4—35.3% resp. 45,4% und am Hinterende des Oesophagus: 41,7—47,5% resp. 46,4%. Der Nervenring umgibt den Oesophagus gerade vor dem Hinterende seines muskulösen Abschnittes. Die Lage des Porus excretorius konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Anscheinend befindet er sich etwas hinter den Cervicalpapillen.

D a r m k a n a l : Cardia flach, aber deutlich ausgebildet. Rectum allmählich aus dem Darmlumen sich entwickelnd, nicht scharf abgesetzt.

Schwanz (Fig. 6 C, 7 A): der relativ lange Schwanz ist in beiden Geschlechtern abgerundet. Beim Weibchen (Fig. 6 C) tritt eine deutliche Cuticularhülle auf, die zweiteilig ist, d. h. in

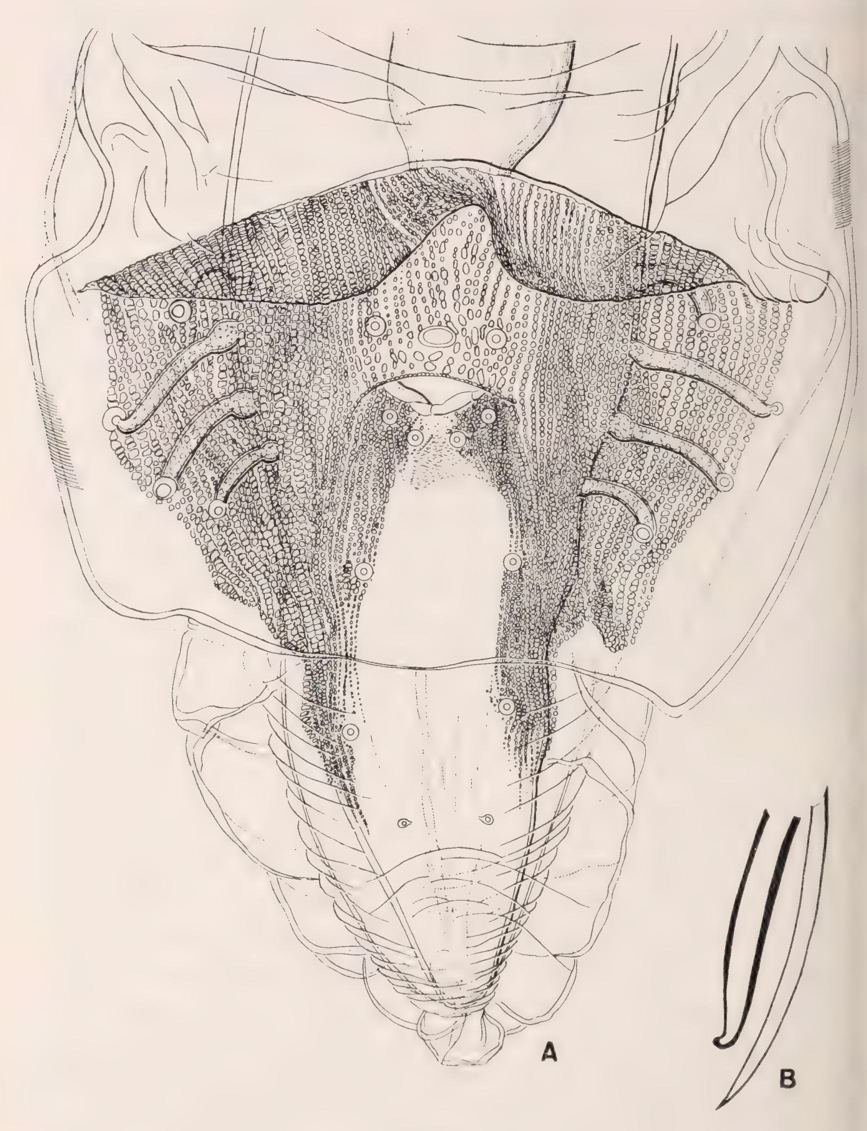


Fig. 7.

Chlamydonema lagothricis n. sp.

A. Ventralansicht des männlichen Hinterendes, 80 ×.
B. Spicula, 120 ×.

der vorderen Schwanzhälfte ist sie sehr breit, während sie in der hinteren Hälfte sich stark verengert, aber ganz deutlich über das Schwanzende hinausragt. Beim Männchen (Fig. 7 A) stülpt sich die Cuticularhülle über die Bursa und reicht nicht ganz an das Hinterende der ersten Schwanzhälfte.

Weiblicher Geschlechtsapparat: die Vulva liegt immer hinter dem Oesophagushinterende. Sie wird durch eine Lippenbildung charakterisiert, d. h. die Cuticula wird bis auf 240 μ verdickt. Die an sie anschliessende Vagina verläuft zuerst nach vorne, biegt dann nach hinten ab, um dann in die Eikammer überzugehen, aus der vier Uteri abzweigen. Diese sind prall mit Eiern gefüllt, vielfach gewunden und erstrecken sich beim reifen Weibchen über das Oesophagushinterende nach vorne. Durch ihre gewaltige Ausbildung verdecken sie in der Regel den ganzen vaginalen Teil des Geschlechtsapparates. Die Eier sind dickschalig, oval, haben eine Grösse von 36,5—48: 26—30 μ (44,5: 27 μ) und enthalten im Momente des Ausgestossenwerdens einen Embryo.

Männlicher Geschlechtsapparat (Fig. 8 A, B): Hoden langgestreckt, vor der Vas deferens in Schlingen gelegt. Diese hat eine Länge von 2730 μ und eine Wandstärke von 42 μ. Sie, wie auch der Ductus ejaculatorius, sind durch eine Einschnürung deutlich von der Testis resp. von einander abgetrennt. Die Spicula sind ungleich lang und verschieden gebaut (Fig. 7 B). Das linke Spiculum erreicht eine Länge von 735-756 μ und hat eine mittlere Breite von 42 μ. Es ist schlank, dolchartig, proximal kaum erweitert, distal spitz endend. Das rechte Spiculum hat einen plumpen Körperbau. Seine Länge beträgt 546 μ, seine mittlere Breite 52,5—63 μ. Proximal verlaufen seine Wände parallel zu einander, erweitern sich etwas in der hinteren Hälfte, um distal sehr rasch enger zu werden. Das Distalende selbst wird fast rechtwinklig abgebogen und endigt in einer abgerundeten Spitze.

Die Analbewaffnung setzt sich aus folgenden Teilen zusammen (Fig. 7 A):

1. Bursa: sie erreicht eine Gesamtlänge von 3139 μ und zeigt eine starke Tuberkelornamentierung. Im Gegensatz zu *Chlamydonema tumefaciens* treten aber lateral keine stäbchenartige, in die Länge gezogene Tuberkeln auf (vergl. Kreis 1938 *a*: Fig. 10 G), sondern das Tuberkelfeld setzt sich aus grösseren und

Unterschiede zu *Chlamydonema tumefaciens* (Henry u. Blanc)

	Chlamydonema tumefaciens		*Ch. lagothricis*	
	♀	♂	♀	♂
Länge	42,3018—54,3789 mm	29,8839—32,7381 mm	74,298—79,107 mm	46,746 mm
γ	60,6—82,7	22,9—28,4	35,0—38,4	18,7
Vulva	15,3—17,8%		17,6—21,8%	
Rechtes Spiculum .		574—584 μ schmal		546 μ breit
Linkes Spiculum .		874—980 μ		735—756 μ
5. Postanalpapillen		nicht auffallend klein		auffallend klein
Tuberkelfeld . . .		mit lateraler Stäbchenstruktur		ohne laterale Stäbchenstruktur
Verhältnisse am Hinterende:				
Schwanzlänge . .	0,78—0,98	1,72—2,06	1,29—1,41	2,59
Rechtes Spiculum .		0,69—1,0		0,56
Linkes Spiculum .		1,18—1,57		0,76—0,78

kleineren, mehr oder weniger ovalen Elementen zusammen, die in Reihen, welche verzweigt sein können, angeordnet sind. Diese Anordnung wird nur auf der Ventrallinie zwischen der vorderen Anallippe und der medianen präanalen Papille unregelmässiger. Die Tuberkelreihen verlaufen postanal von dem 2. Postanalpapillenpaar hinter der Anallippe nach dem 4. Postanalpapillenpaar, um gegen das 5. Paar hin auszuklingen. Der ventrale Zwischenraum zeigt keine Ornamentierung, mit Ausnahme einer ganz kleinen Fläche hinter dem 1. Postanalpapillenpaar.

2. Vier Paare gestielter Papillen in der üblichen Anordnung. Grösse der Papillen: I. 252—315: 52,5—63 μ; II. 378—412: 52,5—63 μ; III. 483—504: 63—84 μ; IV. 252—315: 47—63 μ.

3. Drei Präanalpapillen, die direkt vor dem After liegen. Die mediane Papille ist deutlich grösser als die beiden andern Papillen.

4. Fünf Paare postanaler Papillen:

a) Zwei Paare von Papillen direkt hinter dem After;

b) Das 3. Paar liegt am Ende des 1. Schwanzviertels, während das 4. Paare in der Mitte der Entfernung After-Terminalende sich befindet. Das 5. Papillenpaar ist in der vorderen Hälfte der Entfernung 4. Paar—Terminalende inseriert.

Verhältnisse am Hinterende: Schwanzlänge ♀ 1,29—1,41; ♂ 2,59; Entfernung After-Ovarhinterende 0,89—2,94; rechtes Spiculum 0,56; linkes Spiculum 0,76—0,78.

Superfamilie FILARIOIDEA Weinland 1858; Stiles 1907.

Familie **FILARIIDAE** (Cobbold 1864) Claus 1885.

Unterfamilie **Filariinae** Stiles 1907.

Foleyella chamaeleonis Kreis 1938.

Wirt: *Chamaeleon* spec.: Leibeshöhle.

Fundort: Madagaskar 1931.

Grösse: ♀ L = 39,669—45,612 mm; α = 90,9—94,3; β = 72,7—74,8; γ = 472—543; vul = 1,71—1,95%.

	ve	nr	oehe	vul		ovhe	an	
♀	—	0,49	1,35	1,83	grbr	89,9	99,7	= 42,6405 mm
	0,33	0,45	0,52	0,61	1,08	0,89	0,17	

In unseren Untersuchungen aus dem Jahre 1938 (1938 *b*) haben wir aus der Leibeshöhle von *Chamaeleon pardalis* Cuv. eine neue *Foleyella*-Art, *Foleyella chamaeleonis*, beschrieben und sie eingehend mit den in Frage stehenden bekannten Arten verglichen. Die beiden vorliegenden Weibchen entsprechen in ihrem anatomisch-morphologischen Bau genau den für diese Species aufgeführten Merkmalen, so dass — wenn auch keine Männchen vorhanden sind — kein Zweifel über die Artzugehörigkeit besteht.

Da wir uns mit allen in Betracht fallenden Einzelheiten der Species, welche auch abgebildet worden sind (1938 *b*: Fig. 12 A—C), auseinandergesetzt haben, erübrigt es sich hier, nochmals darauf einzugehen. Wir begnügen uns mit der Feststellung, dass die Art wieder aufgefunden werden konnte.

Foleyella pigmentata n. sp.

(Fig. 8 A—C.)

W i r t : *Chamaeleon* spec.: Unterhautgewebe.

F u n d o r t : Madagaskar, 1931.

G r ö s s e : ♀ L = 80,325—90,678 mm; α = 93,8—100,4; β = 90,2—96,2; γ = 319—431,8; vul = 0,86—1,02%.

	ve	nr	vul	oehe		ovhe	an	
♀	—	0,27	0,97	1,09	grbr	86,4	99,97	= 84,609 mm
	0,2	0,26	0,35	0,36	1,02	0,8	0,21	

♂ L = 24,129—24,2025 mm; α = 67,6—67,8; β = 41,7—44,3; γ = 458,5—461.

	ve	nr	oehe	teve		an	
♂	—	0,8	2,32	8,7	grbr	99,98	= 24,166 mm
	0,52	0,61	0,61	1,0	1,47	4,03	

K ö r p e r : der Körper ist ausserordentlich schlank gebaut, obgleich er beim Weibchen viel mehr fadenförmig erscheint als beim Männchen. Nach vorne verschmälert er sich ganz allmählich, sodass die Breite am Vorderende beim Weibchen durchschnittlich ein Fünftel, beim Männchen nicht ganz ein Drittel der grössten Körperbreite erreicht. Das Hinterende ist bei beiden Geschlechtern abgerundet und bleibt kurz. Breite am Vorderende: ♀ 157—178 μ; ♂ 126 μ; am Nervenring: 210—231 μ resp. 147 μ; an der Vulva: 273-315 μ; am Hinterende des Oesophagus: 273—324 μ resp. 147 μ; am Vorderende der Testis: 231—252 μ; grösste Breite: 819—903 μ resp. 357 μ; am Hinterende des Ovariums: 504—882 μ und am Anus 168—189 μ resp. 84 μ.

C u t i c u l a : beim Weibchen 19,5—30 μ, beim Männchen 4,5 μ dick, durchgehend fein geringelt.

V o r d e r e n d e (Fig. 8 A): das abgerundete Vorderende ist mit zwei sehr flachen, papillenlosen Lippen versehen. Postcervical stehen lateral paarig angeordnete, sehr kleine und recht schwierig zu sehende Papillen, welche nervenführend sind. Die Lippen zeichnen sich ausserdem durch eine starke Muskulatur aus. Die Mundöffnung führt ohne Bildung einer Mundhöhle in das relativ breite Oesophaguslumen über. Für die Art typisch ist eine *postcephale*

Pigmentierung. Sie setzt sich aus vier körnigen, dunkelbraun gefärbten, granulösen Pigmentflächen zusammen, welche hinten bis an den Nervenring reichen.

O e s o p h a g u s (Fig. 8 A): der fast zylindrische Oesophagus bleibt sehr kurz, vor allem beim Weibchen, wo er kaum den 90. Teil der Körperlänge einnimmt. Sein anfänglich verbreitertes Lumen verengert sich nach hinten mehr und mehr. Breite am Vorderende: ♀35,9—41,7%; ♂56,6%; am Nervenring: 34,6—34,8% resp. 39,7–42,4% und am Hinterende: 26,6–39,3% resp. 47,1–54,5%. Der weit vorne gelegene Nervenring umgibt den Oesophagus beim Weibchen 21,9—30,9%, beim Männchen 32,7—34,5% der oesophagalen Länge hinter dem Vorderende des Körpers. Ventraldrüse und Porus excretorius anscheinend nicht vorhanden.

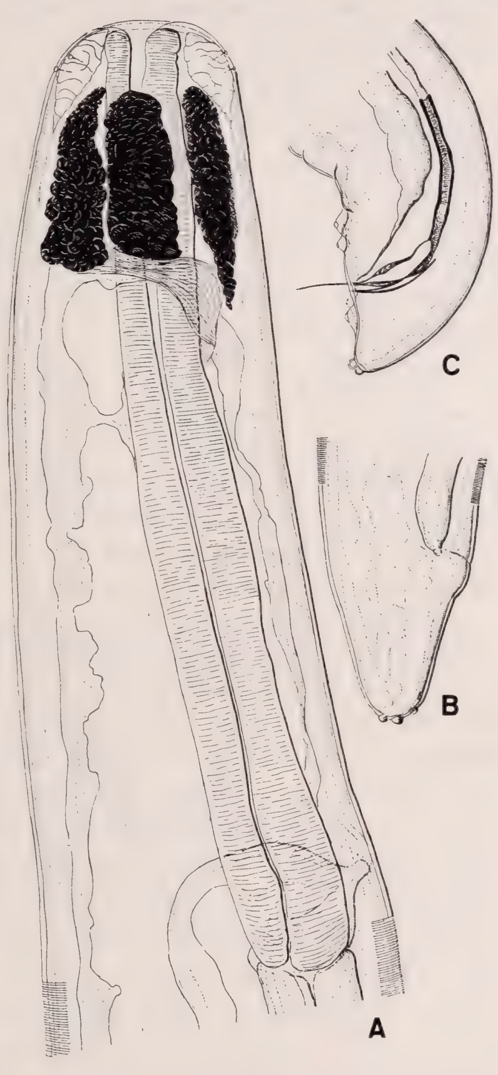


FIG. 8.
Foleyella pigmentata n. sp.
A. Vorderende (♀), 200 ×.
B. Hinterende (♀), 200 ×.
C. Hinterende (♂), 400 ×.

D a r m : ohne Cardiabildung. Ein deutlich abgesetztes Rectum ist nicht vorhanden.

H i n t e r e n d e (Fig. 8 B, C): beim Weibchen deutlich stumpf

kegelförmig, beim Männchen kurz abgerundet und ventralwärts abgebogen. Während beim Weibchen das Terminalende drei Papillen aufweist, von denen die mittlere ganz terminal liegt, zeigt sich beim Männchen nur ein Paar ganz endständiger Papillen.

Weiblicher Geschlechtsapparat: die kaum vorspringende Vulva (Fig. 8 A) liegt immer präösophagal. Sie führt in einen spiralig gewundenen, relativ langen Ovijector über, der sich dann in die beiden Uteri teilt, die sehr langgestreckt sind. Die Ovarien, vielfach verschlungen, füllen fast die ganze Länge des Körpers aus, reichen aber nie nach hinten über den After hinaus. Sie sind prall gefüllt mit kleinen, dünnschaligen, ovalen Eiern, welche eine Grösse von 17—30: 8,5—9,5 μ erreichen.

Männlicher Geschlechtsapparat (Fig. 8 C): Testis sehr weit nach vorne reichend und vielfach verschlungen. Die beiden Spicula sind ungleich lang und verschieden gebaut. Das *linke Spiculum*, welches eine Länge von 186 μ erreicht, errinnert stark an das von *Foleyella agamae* (Rodhain) (1922): es ist deutlich zweiteilig. Der vordere, längere Teil (L = 95 μ) ist zylindrisch, rel. dickwandig und deutlich geringelt, ohne aber proximal sich zu erweitern. Er führt in einen, im stumpfen Winkel abbiegenden, schaufelartigen distalen Teil über, der 91 μ Länge erreicht. Während er in seinem hinteren Teil sich kahnartig erweitert, läuft er in der vorderen Hälfte in einen langgezogenen, feinen und schwach gebogenen Fortsatz aus. Das *rechte Spiculum* bleibt sehr kurz und nimmt kaum einen Drittel der Länge des linken Spiculums ein, d. h. 65 μ. Es ist einfach gebaut, proximal nicht geknöpft, distal spitz endend und bogenförmig gekrümmt. Eine Caudalflügel-Bildung ist kaum vorhanden. Präanal stehen zwei Paare kleiner Papillen, während postanal, knapp hinter dem After ein Paar von Papillen zu sehen ist.

Verhältnisse am Hinterende: Schwanzlänge: ♀ 1,11—1,28; ♂ 0,69—0,71; Entfernung After—Ovarhinterende 16—114 (je nach dem Reifezustand des Weibchens); linkes Spiculum 2,53; rechtes Spiculum 0,88—0,94; Entfernung After—1. Präanalpapille 0,59—0,75; Entfernung After- 2. Präanalpapille 0,47—0,62; Entfernung After—Postanalpapille 0,18—0,19.

Die Unterschiede zu *Foleyella agamae* (Rodhain) (1922) und

F. chamaeleonis Kreis (1938 *b*) ergeben sich aus folgender Zusammenstellung:

	F. agamae	*F. chamaelonis*	*F. pigmentata*
Länge . . . . . ♀	84 mm	60,1725—70,4931 mm	80,325—82,824 mm
♂	25—40 mm	25,134—26,1351 mm	24,129—24,2025 mm
Maximale Breite . ♀	592 μ	716—895 μ	819—903 μ
♂	300 μ	532—554 μ	357 μ
Länge des Oeso- ♀	663 μ	716—895 μ	861—1008 μ
phagus . . . . ♂	550 μ	532—554 μ	546—558 μ
Vulva	0,74%	0,9—1,34%	0,86—1,02%
Linkes Spiculum . .	60 μ mit langgezogenem distalem Endteil	156,5—170 μ ohne langgezogenen distalen Endteil	186 μ mit langgezogenem distalem Endteil
Rechtes Spiculum .	30 μ	52—61 μ	65 μ
Präanalpapillen . .	4 Paare	3 Paare	2 Paare
Postanalpapillen . .	1 Paar	2 Paare	1 Paar
Wirt	*Agama colonorum*	*Chamaeleon pardalis*	*Chamaeleon spec.*
Verbreitung	Belg. Kongo	Madagaskar	Madagaskar

Unterfamilie **Setariinae** Yorke und Maplestone 1926.

Dipetalonema gracile (Rud. 1809).

Syn. *Filaria gracilis* Rud. 1809.
Gongylonema filiforme Mol. 1857.
Filaria caudispina Mol. 1858.
Dipetalonema caudispina (Mol. 1858) Dies. 1861.
Acanthocheilonema gracilis (Rud. 1809) Cobbold 1870.

Wirt: *Chrysothrix* spec.: Bauchhöhle.

Fundort: Hamburgo, Samiria, Brasilien 1912.

Grösse: ♀ L = 234,906—252,021 mm; α = 373—444; β = 64,2—65,3; γ = 363,6—430,2; vul = 0,29—0,42%.

	ve	nr	oe$_1$he	vul	oe$_2$he		ovhe	an	
♀	—	0,09	0,21	0,35	1,54	grbr	99,4	99,72	= 242,865 mm
	0,049	0,098	0,099	0,1	0,16	0,24	0,072	0,037	

Männchen nicht vorhanden.

Dipetalonema gracile (Rud. 1809) gehört zu den bei Affen häufig auftretenden Nematoden. BOULENGER (1920) hat den Parasiten

einer genauen Untersuchung unterworfen, sodass wir darauf verzichten können, auf die Struktur des Wurmes einzugehen, vor allem schon in Hinblick darauf, dass unsere Tiere in allen Grössenverhältnissen mit den von BOULENGER angegebenen Massen übereinstimmen. Wir beschränken uns daher auf die Grössenangaben und -verhältnisse der verschiedenen Körperpartien.

K ö r p e r b r e i t e n : am Vorderende: 105—126 μ; am Nervenring: 220—262 μ; am Hinterende des 1. Oesophagusteiles: 231—262 μ; an der Vulva: 242—273 μ; am Hinterende des 2. Oesophagusteiles: 368—420 μ; grösste Breite: 567—630 μ; am Hinterende der Ovarien: 148—189 μ und am Anus: 84—105 μ.

D i c k e d e r C u t i c u l a : 6,5—12 μ.

O e s o p h a g u s (rel. Breiten): Vorderende: 31,0—40,7%; Nervenring: 24,6—28,6%; Hinterende des 1. Oesophagusteiles: 36,7—42,6%; Vulva: 35,5—38,2% und Hinterende des 2. Oesophagusteiles: 23,5—23,8%. Lage des Nervenringes: 5,66—6,33% der Oesophaguslänge hinter dem Vorderende.

V e r h ä l t n i s s e a m H i n t e r e n d e : Schwanzlänge 6,5—6,75; Entfernung After-Ovarhinterende 10,4—13,0.

In STILES und HASSALL (1920) findet man eine Zusammenstellung der Wirte, in denen der Nematode bis 1920 festgestellt worden ist.

Dipetalonema spec.

(Fig. 9 A—C.)

W i r t : *Nyctipithecus azarae*: Bauchhöhle.

F u n d o r t : Marajó, Brasilien 1912.

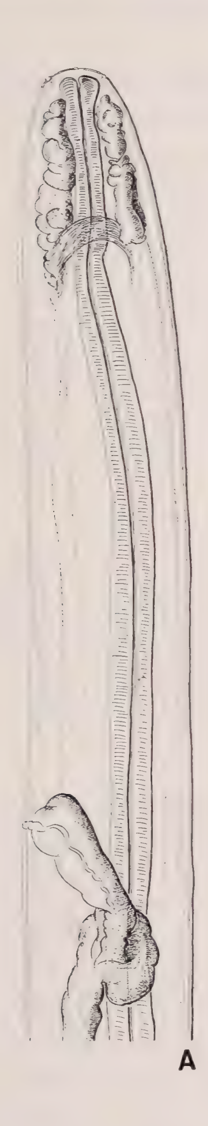
G r ö s s e : ♀ L = 107,9505—132,363 mm; α = 270,5—300,0; β = 32,3—35,8; γ = 300,1—321,2; vul = 0,79—0,89%.

	ve	nr	vul	oehe		ovhe	an	
♀	—	0,23	0,83	2,95	grbr	98,4	99,68	= 119,7805 mm
	0,04	0,14	0,16	0,19	0,35	0,15	0,068	

Da keine Männchen vorhanden gewesen sind, lässt sich die Art nicht bestimmen. Dass sie aber zum Genus *Dipetalonema* Diesing 1861 gehört, ist nicht zu bezweifeln.

K ö r p e r : der lange, fadenförmige Körper ist vorne abgerundet und verbreitert sich ganz allmählich, so dass seine Breite am Vorderende 1/8—1/9 der grössten Körperbreite erreicht. Das Hinterende ist abgerundet und bedeutend stärker verjüngt als der vordere Körperteil. Breite am Vorderende (♀): 42—63 μ; am Nervenring: 147—210 μ; an der Vulva : 168—231 μ ; am Hinterende des Oesophagus: 210—273 μ; grösste Breite: 399—441 μ ; am Hinterende der Ovarien : 105—147 μ und am Anus: 73,5—84 μ.

V o r d e r e n d e (Fig. 9 A): das abgerundete Vorderende weist keine Lippen auf. Dagegen besitzt es vier kleine, submediane Papillen. In der Aufsicht sieht man, dass das Vorder-



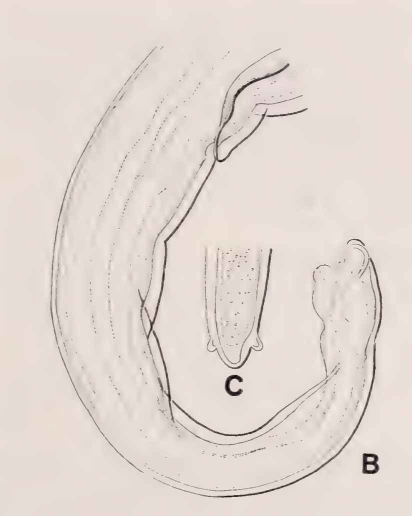


Fig. 9.

Dipetelonema spec.

A. Vorderende (♀), 200 ×.

B. Hinterende (♀), 400 ×.

C. Ventralansicht des weiblichen Terminalendes, 400 ×.

ende ausserdem noch ein Paar lateraler Papillen und einen Kopfschild aufweist, eine Ausbildung, die der des Vorderendes von *Dipetalonema gracile* (Rud. 1809) (Yorke und Maplestone 1926) entspricht.

O e s o p h a g u s (Fig. 9 A): muskulöser und drüsiger Oesophagusteil ganz undeutlich von einander getrennt. Allem Anschein nach geht der erste Oesophagusteil gerade hinter dem Nervenring in den zweiten Teil über. Vor diesem befinden sich im Lumen zwischen Oesophagus und Körperwandung Drüsengebilde, welche hinter dem Nervenring nicht mehr zu sehen sind. Dieser bleibt relativ schmal und umgibt den Oesophagus 6,25—10,04% der oesophagalen Länge hinter dem Vorderende des Körpers. Nach hinten schwillt der Oesophagus nur ganz allmählich an, so dass seine Breite am Hinterende kaum doppelt so gross ist als am proximalen Ende. Breite am Vorderende: 43,4—53,3%; am Nervenring: 21,1—28,1%; an der Vulva: 25,0—43,2% und am Hinterende: 22,7—40,4%.

D a r m : ohne Besonderheiten.

H i n t e r e n d e (Fig. 9 B, C): stark ventralwärts eingebogen, einem gekrümmten Finger gleichend, nach hinten allmählich an Breite abnehmend, um terminal breit abgerundet zu enden. Kurz vor der Endspitze treten zwei laterale Auswüchse auf, die bei genauer Betrachtung sich als Papillen ausweisen. Sie erreichen eine Länge von 4,5—13 μ.

W e i b l i c h e r G e s c h l e c h t s a p p a r a t (Fig. 9 A): die Vulva besitzt keine Lippenbildungen und bleibt sehr klein. Sie ist weit nach vorne verrückt (0,79—0,89%), d. h. sie befindet sich immer vor dem ersten Viertel der gesamten Oesophaguslänge. Mit der Vulva steht eine dickwandige, muskulöse Vagina in Verbindung, welche, bevor sie in den Uterus übergeht, sich in eine Art "Eikammer" ausweitet. Der Uterusstamm ist sehr lang und gabelt sich sehr weit hinten im Körper. Der Nematode ist vivipar, was auch die enge Öffnung der Vulva und den engen Vaginalkanal erklärt.

V e r h ä l t n i s s e a m H i n t e r e n d e : Schwanzlänge 4,5—5,25; Entfernung Anus-Ovarhinterende 14,25—20,5.

———

LITERATURVERZEICHNIS

1920. Boulenger, C. L. *Filariid worms from mammals and birds in the Society's Gardens* 1914-1915. Proc. Zool. Soc. London, I.

1851. Diesing, C. M. *Systema Helminthum.* Wien.

1855. —— *Sechzehn Gattungen von Binnenwürmern und ihre Arten.* Denkschr. k. Akad. Wiss. Math.-naturw. Cl. 9.

1882. v. Drasche, R. *Zur Charakteristik der Nematoden-Gattung Peritrachelius Diesing.* Verh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien, 31.

1910. Hegt. *Chlamydonema felineum, nov. gen., nov. spec. Eine neue parasitisch lebende Nematode.* Tijdschr. nederl. dierk. vereen., 2. Ser., Deel XII.

1938*a*. Kreis, H. A. *Beiträge zur Kenntnis parasitischer Nematoden. VI. Parasitische Nematoden aus dem Zoologischen Garten in Basel.* Ztbl. f. Bakt., I. Abt., 141.

1938*b*. —— *Beiträge zur Kenntnis parasitischer Nematoden. VIII. Neue parasitische Nematoden aus dem Naturhistorischen Museum Basel.* Ibid., 142.

1876. Leuckart, R. *Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten.* 2. Bd. Leipzig.

1897. v. Linstow, O. *Nemathelminthen, grösstentheils in Madagascar gesammelt.* Arch. f. Naturgesch. 63. Jahrg., I. Bd.

1904. —— *Neue Helminthen aus Westafrika.* Ztbl. f. Bakt., I. Abt., 36.

1908. —— *Helminthes. Nematoden und Acanthocephalen.* Denkschr. Med.-naturw. Ges. Jena, 13.

1930. Lukasiak, J. *Anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Dioctophyme renale (Goeze 1782) (= Eustrongylus gigas Rud.).* Arch. Biol. Soc. Sc. et Lettres de Varsovie, III.

1922. Ortlepp, R. J. *The Nematode Genus Physaloptera Rud.* Proc. Zool. Soc. London, III.

1911. Ransom, R. H. *The Nematodes parasitic in the alimentary tract of cattle, sheep, and other ruminants.* Bull. 127, U.S. Dep. of Agr.

1922. Rodhain, J. *Sur une Filaire parasitant le tissu conjonctif souscutané d'Agama colonorum Dum. et Bibr. au Congo belge.* C. R. Soc. Biol., 87.

1916. Seurat, L. G. *Sur deux Filaires des Reptiles du Nord africain.* C. R. Soc. Biol., 79.

1928. Stefanski, W. *Quelques précisions sur les caractères spécifiques du Strongle géant du chien.* Ann. de Paras. hum. et comparée, VI.

1920. Stiles, Ch. W. and Hassall, A. *Index catalogue of medical and veterinary zoology. Subjects: Roundworms.* Washington.

1889. Stossich, M. *Il genere Physaloptera Rudolphi.* Boll. Soc. adriatica sci. nat. Trieste, 11.

1937. Travassos, L. *Revisão da familia Trichostrongylidae Leiper 1912.* Monografias do Inst. Osvaldo Cruz, No. 1.

1926. Yorke, W. and Maplestone, P. A. *The Nematode parasites of Vertebrates.* London.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 597
Tome 52, nº 27. — Décembre 1945.

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Zürich
Direktor: Prof. Dr. med. G. Töndury.

Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung der Chorda dorsalis beim Menschen

von

Andrea PRADER

Mit 14 Textabbildungen.

INHALTSVERZEICHNIS

I. EINLEITUNG

Die Entwicklung der Wirbelsäule bietet auch heute noch zahlreiche ungelöste Probleme. Dazu gehört auch die Frage nach dem Verhalten der Chorda dorsalis während der Wirbelsäulenentwicklung.

Die Chorda dorsalis stellt das ursprüngliche Achsenskelet bei sämtlichen Chordaten dar, verfällt aber umso mehr der Rückbildung, je vollkommener sich das perichordale Skelet entwickelt. Auch vom Menschen wissen wir, dass die ursprünglich wohl ausgebildete Chorda immer mehr zurückgebildet wird, doch liegen über diese Vorgänge wenig genaue Untersuchungen, dafür aber zahlreiche Meinungen vor. Die wichtigeren morphogenetischen, z. T. auch histogenetischen Untersuchungen zu dieser Frage stammen von Kölliker (1859), Dursy (1869), Froriep (1882), Minot (1907), Williams (1908), Link (1910), Schaffer (1910, 1930) u. a.

In der vorliegenden Arbeit stellen wir uns zur Aufgabe, das Verhalten der Chorda dorsalis im Bereiche der Wirbelsäule beim menschlichen Embryo zu untersuchen und unsere Befunde mit dem vorliegenden Schrifttum zu vergleichen.

II. EIGENE BEFUNDE

Zur Untersuchung standen uns die Schnittserien der Wirbelsäulen von 40 Embryonen einer Scheitel-Steiss-Länge (SSL) von 3,5—200 mm zur Verfügung.

Wie bei jeder entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung zeigt sich auch bei unserem Material, wie schwierig es ist, bestimmte Entwicklungsbilder einer bestimmten Embryonengrösse zuzuordnen. Immer wieder fällt eine erstaunliche Ungleichheit der Entwicklungsreife bei gleich grossen Embryonen auf. Diese individuelle Entwicklungsgeschwindigkeit ist je nach Gewebe und Organ verschieden stark ausgeprägt und damit verschieden stark auffallend. Auf jeden Fall muss man sich aber dieser Tatsache immer bewusst bleiben. Dementsprechend haben die zeitlichen Angaben dieser Arbeit notgedrungen verallgemeinernden Charakter und dürfen nicht allzu streng aufgefasst werden.

Vorgängig einer eingehenderen Beschreibung der verschiedenen Altersstufen unseres Materials muss eine für alle Phasen gültige Tatsache festgehalten werde. Es ist dies die Beobachtung, dass die Entwicklung der Chorda in den oberen Lumbal- und unteren Thorakalsegmenten der Wirbelsäule immer am weitesten vorgeschritten ist und von hier aus cranial- und caudalwärts weiter geht.

Abb. 1.

Embryo von 3,5 mm SSL.

Chorda (Ch) gestreckt zwischen Aorta (A) und Medullarrohr (M). Perichordales Mesenchym noch undifferenziert. Auch in allen folgenden Sagittalschnittbildern entspricht die linke Seite des Beschauers der ventralen Seite der Wirbelsäule.

Gleiche Verhältnisse haben Schinz und Töndury (1942) auch bei Untersuchungen über die Wirbelkörper-Ossifikation gefunden.

1. Der kleinste der untersuchten Embryonen hat eine SSL von 3,5 mm. Die zwischen Aorta und Medullarrohr liegende Chorda zeigt einen regelmässigen, geraden Verlauf (Abb. 1). Das perichordale Mesenchym weist noch keinerlei Differenzierung auf.

Die Chordazellen sind kubisch bis scheibenförmig (Abb. 2). Im

Chordadurchmesser liegen zwei solche Zellen nebeneinander. Ihre Kerne sind rund, locker gebaut und liegen zentral oder eher gegen die Aussenseite der Zelle zu. Nicht selten kann man Mitosen antreffen. Im Gegensatz zum umgebenden Mesenchym, wo nur Zellkerne aber keine Zellgrenzen sichtbar sind, sind hier die Zellgrenzen auffallend scharf gezeichnet. Wie wir noch besprechen

Abb. 2.

Dasselbe stärker vergrössert. Zwei Reihen kubischer Chordazellen mit rundem Kern und Zellmembranen. Noch keine Chordascheide.

werden, handelt es sich um eigentliche Zellmembranen. Eine besondere Chordascheide hingegen ist nicht ausgebildet. Die Grenze gegen das perichordale Gewebe wird nur durch die Membran der Chordazellen gebildet.

2. Die beiden nächst grösseren Embryonen haben eine SSL von 5 und 6 mm. Während beim kleineren Embryo das perichordale Gewebe noch nicht differenziert ist, kann man beim grösseren deutlich die lockeren mesenchymalen Anlagen der Wirbelkörper und die kompakten Anlagen der Zwischenwirbel-

scheiben erkennen (Abb. 3). Die Chorda des Embryos von 5 mm SSL verhält sich in Lage und Verlauf gleich wie diejenige unseres kleinsten Embryos von 3,5 mm SSL. Beim Embryo von 6 mm SSL durchsetzt sie als zentraler Strang die ganze Wirbelsäulenanlage. Sie ist überall gleich dick; ihr Durchmesser beträgt etwa ein Fünftel

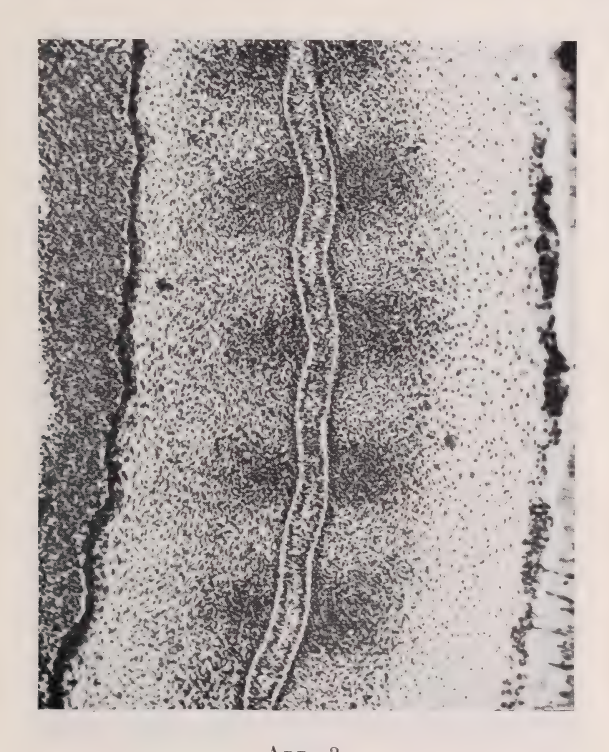


Abb. 3.
Embryo von 6 mm SSL.
Wellenform der Chorda. Beginn der Wirbelsäulendifferenzierung.

des Durchmessers einer Wirbelkörperanlage. Sie verläuft nicht gerade, sondern leicht wellenförmig gebogen, wobei die Wellen im Bereiche der Wirbelkörperanlagen ventralkonvex und im Bereiche der späteren Zwischenwirbelscheiben dorsalkonvex gerichtet sind (Abb. 3).

Histologisch besteht die Chorda aus regelmässig angeordneten, nach Geldrollenart aneiander gereihten, scheibenförmig flachen Zellen (Abb. 4). Im Chordadurchmesser liegen meist drei solcher

Zellen nebeneinander. Die Zellkerne sind nicht mehr rund, sondern oval. Ihre Lage und Struktur ist gleich wie im vorhergehenden Stadium. Auch die Zellmembranen verhalten sich gleich. Beim älteren der beiden Embryonen findet man keine Mitosen mehr. Bei beiden sieht man deutlich eine sehr zarte, mit Azan sich blau

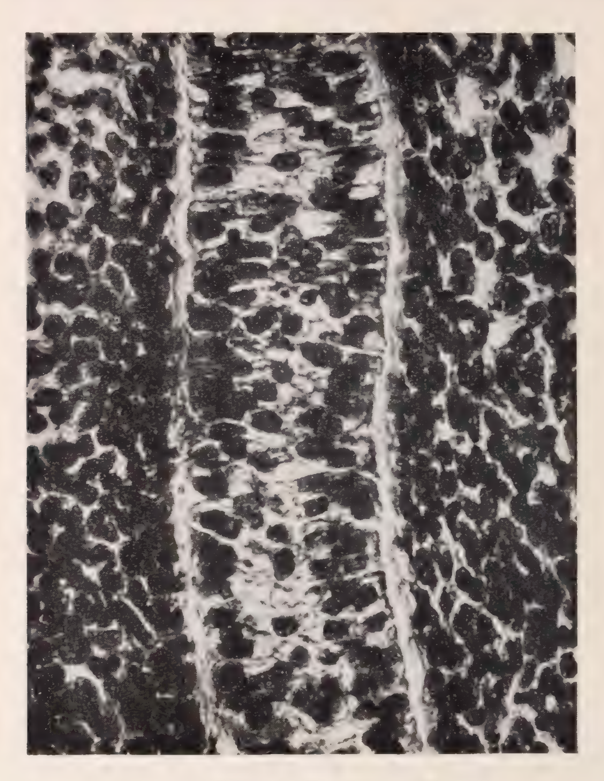


Abb. 4.
Dasselbe stärker vergrössert. Geldrollenstadium.
Zarte Chordascheide angedeutet.

färbende, membranartige Chordascheide. Beim Embryo von 6 mm SSL zeigt sich zwischen Chorda und Chordascheide ein schmaler Spaltraum, der wohl auf Schrumpfung der Chorda zurückzuführen ist.

3. Bei Embryonen von 10—15 mm SSL sind die Wirbelkörper knorpelig und die Zwischenwirbelscheiben rein mesenchymatös. Die Chorda ist noch immer ein durchgehender Zell-

strang, der aber nicht mehr zentral, sondern deutlich etwas ventral liegt. Bei den jüngeren Embryonen zeigt sie noch den segmentalen, wellenförmigen Verlauf wie beim Embryo von 6 mm SSL; später streckt sie sich und bildet einen schnurgeraden Strang (Abb. 5).

Die Chordazellen sind nicht mehr flach und scheibenförmig aneinander gereiht. Sie haben sich vergrössert, sind rundlich oder polygonal und erinnern etwas an die blasenförmigen Chordazellen

Abb. 5.
Embryo von 12 mm SSL.
Gestreckter Verlauf der ventral liegenden, noch ungegliederten Chorda. Deutliche Chordascheide.

der niederen Wirbeltiere. Die Zellkerne sind rund und zentral gelegen. Die Zellgrenzen sind etwas weniger scharf gezeichnet, aber immer noch sehr deutlich zu erkennen. In der Achse des gestreckten Chordastabes ist zwischen den Zellen gelegentlich eine schwach basophil färbbare, homogene Masse zu erkennen. Die Chordascheide ist zuerst noch eine einheitliche, homogene, basophile Membran, die aber schon wesentlich kräftiger und dunkler ist als

bei den jüngeren Embryonen. Zwischen ihr und der Chorda ist überall ein deutlicher Spaltraum zu sehen.

Bei 15 mm SSL ist die Zahl der Chordazellen in der Wirbelkörperanlage vermindert, sodass auf dem Querschnitt nur noch etwa eine Ringschicht von Zellen zu sehen ist. Gleichzeitig haben sich die Chordazellen in der Anlage der Zwischenwirbelscheibe vermehrt, ohne dass aber Mitosen zu finden sind. Trotz dieses verschiedenen Zellreichtums sind die vertebralen und intervertebralen Abschnitte etwa gleich dick, was auf die inzwischen veränderte Chordascheide zurückzuführen ist. Zwischen den Wirbelkörpern bildet sie noch eine dünne Membran wie früher, in den Wirbelkörpern stellt sie dagegen einen ordentlich dicken, hellen, nach Art von Bindegewebe färbbaren, strukturlosen oder feinfädigen Mantel dar. Innerhalb der so veränderten Chordascheide zeigt das Chordagewebe keine Schrumpfungstendenz mehr.

4. Bei Embryonen von 20-60 mm SSL sind die Wirbelkörper knorpelig. Die Zwischenwirbelscheiben zeigen peripher die ersten Differenzierungsvorgänge zum späteren Annulus fibrosus. Die Chorda liegt wie in den früheren Stadien nicht ganz zentral, sondern etwas ventral.

Die schon in der letzten Phase angedeutete segmentale Gliederung der Chorda ist hier noch stärker ausgeprägt und hat zur Bildung eines perlschnurartigen oder rosenkranzförmigen Stranges geführt. Die vertebralen Abschnitte sind jetzt ganz zellfrei oder enthalten höchstens noch eine Zellreihe. Die intervertebralen Abschnitte weisen eine sehr starke Zellvermehrung auf und bilden dadurch eine Anschwellung, die etwa drei bis sechs mal so dick ist, wie die ursprüngliche Chorda. Mitosen können nicht gefunden werden. Die Gesamtzahl der Chordazellen hat sich hingegen gegenüber früheren Stufen kaum vermehrt. Wir wählen für die Bezeichnung dieser beiden verschiedenen Abschnitte die Nomenklatur von Schaffer (1910), die, wie wir noch besprechen werden, auch die besonderen Verhältnisse der Chordascheide berücksichtigt, und nennen den vertebralen Abschnitt „Chordascheidenstrang" und den intervertebralen Abschnitt „Chordasegment".

Der Chordascheidenstrang zeigt bei Embryonen von 35 mm SSL an eine angedeutete dorsalkonvexe Ausbiegung (Abb. 6). Das Chordasegment liegt in der vom parachordalen Gewebe der Zwischenwirbelscheibe gebildeten Chordahöhle. Zwischen ihm und der

Chordahöhlenwand sieht man meist einen feinen Spaltraum, der oft von einer homogenen, hellen Masse ausgefüllt wird. Das Chordasegment und mit ihm die Chordahöhle hat zunächst die Form einer langgezogenen, schlanken Spindel, deren Achse dem früheren Verlauf der Chorda entspricht und deren spitze Enden sich in den Chordascheidenstrang der Wirbelkörper einsenken (Abb. 11). Im Laufe der Entwicklung wird diese Spindel immer kürzer und breiter.

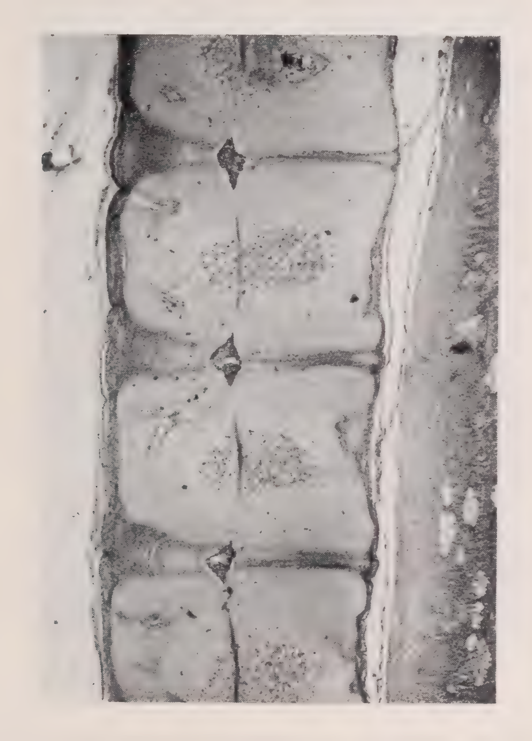


Abb. 6.
Embryo von 70 mm SSL.
Spindelform der Chordasegmente. Der vertebrale Chordascheidenstrang leicht dorsalkonvex gebogen.

Die Chordascheide hat sich im vertebralen Abschnitt weiter verbreitert, während sie im intervertebralen Abschnitt überhaupt nicht mehr festzustellen ist. Vertebral bildet sie einen deutlichen, dicken, strukturlosen oder zart längsgefaserten, kernlosen Mantel. Sie ist gut sichtbar mit Bindegewebsfärbung und zeigt eine schwache, der umgebenden Knorpelgrundsubstanz gleichende

Farbtönung. Oft kann sie von der Knorpelgrundsubstanz färberisch kaum unterschieden werden, sodass man sie nur an ihrer Zellosigkeit erkennt. Innerhalb dieser Scheide ist ein schmaler Streifen einer etwas stärker gefärbten fädigen Masse zu sehen, in der gelegentlich, besonders im Wirbelkörperzentrum, vereinzelte längsgedrückte Chordazellen zu finden sind. Gegen die Zwischenwirbelscheibe zu

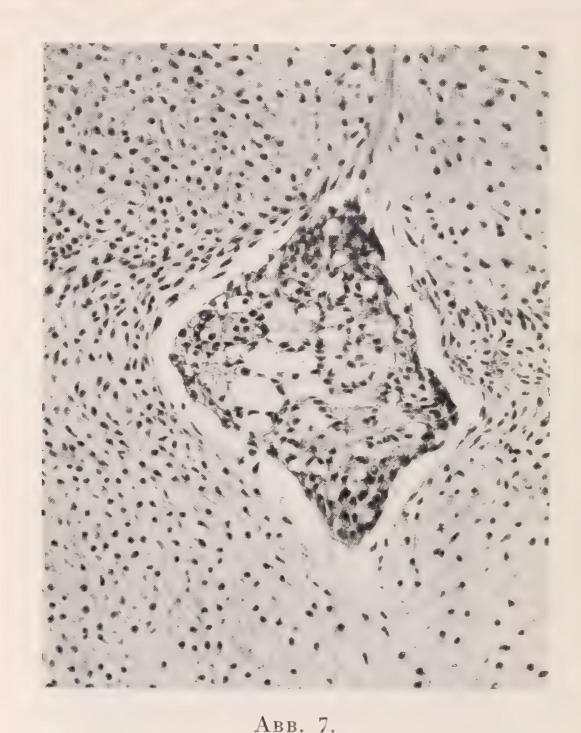


Abb. 7.
Embryo von 70 mm SSL.
Chordasegment mit blasigen Chordazellen und interzellulären Lücken.

verdickt sich die Chordascheide noch etwas, um dann auslaufend sich trichterförmig in die Chordahöhle zu öffnen.

Im Chordasegment hat sich das Bild der Einzelzelle wie auch das Bild des Zellzusammenhanges geändert. Zuerst bildet das Segment noch einen kompakten Gewebsverband, der mit einem sich verjüngenden Zellstrang in die trichterförmige Chordascheidenöffnung des benachbarten Wirbelkörpers hineinzieht. Fast gleichzeitig mit der Ausbildung des Chordasegmentes treten aber auch schon kleine, blasenförmige, interzelluläre Lücken auf, die mit

einer schwach basophil färbbaren Masse ausgefüllt sind (Abb. 7, 11). Diese Masse kommt nur inter- und nicht intrazellulär vor. Sie ist morphologisch dieselbe, die man auch im Inneren des vertebralen Chordascheidenstranges und im Spaltraum zwischen Chordasegment und Chordahöhlenwand finden kann. Es handelt sich dabei, wie wir noch sehen werden, um Schleim. Diese interzellulären Räume vergrössern sich rasch und bilden kleine und grössere Höhlen, die immer häufiger miteinander kommunizieren. Auf diese Weise entsteht ein schwammartig aufgelockertes Gewebe, das im Schnitt das Bild eines lockeren Netzes ergibt und das wir deshalb nach SCHAFFER als Chordaretikulum bezeichnen wollen.

Die Zellen selbst haben vorerst noch einen ausgeprägteren blasigen Charakter angenommen, wobei man häufig sehen kann, dass der Kern ganz gegen die Membran gedrängt wird. Zahlreiche Zellen lassen aber diese Vakuoliserung vermissen, sind stark polymorph und auffallend intensiv färbbar. Die Zellmembran ist überall deutlich und zeigt oft ein derbes, faseriges Aussehen. Der Kern ist rundlich und ziemlich kompakt. Mitosen kommen nicht vor. Mit der Ausbildung des Chordaretikulums verändern sich die Chordazellen weiter, indem sie innerhalb der verbleibenden Zellstränge immer mehr zusammengepresst und auseinandergezogen werden.

5. Bei Embryonen von 60—130 mm SSL sind die Wirbelkörper immer noch knorpelig. Zentral zeigen sie einen unpaaren Kalkknorpelkern und peripher von aussen einwachsende Gefässe (Abb. 6). Von etwa 80 mm SSL an treten die Ossifikationskerne auf. In der Zwischenwirbelscheibe ist die Faserdifferenzierung für den späteren Annulus fibrosus in vollem Gang. Der Chordastrang ist mit Ausnahme der Stellen, wo er durch die Knochenkerne zieht, durchgängig erhalten. Er liegt nicht ganz zentral, sondern, wie auch in früheren Stadien, etwas ventralwärts und zeigt sehr häufig innerhalb der Wirbelkörper dorsalkonvexe, durch den Knorpelkern ziehende Ausbiegungen. Allerdings sind diese Krümmungen meist nur andeutungsweise vorhanden (Abb. 6). In zwei Fällen nur fanden wir sehr stark ausgeprägte Formen, das eine Mal in der Hals-Wirbelsäule eines Embryos von 80 mm SSL (Abb. 9), das andere Mal in der Brust-Wirbelsäule eines solchen von 100 mm SSL.

Das intervertebrale Chordasegment wird kürzer, plumper und

breiter und dehnt sich besonders dorsalwärts aus. Es erhält dabei die Form einer zentral liegenden Scheibe mit einer, dem früheren Chordaverlauf entsprechenden, exzentrisch gelegenen, nämlich etwas ventralwärts durchziehenden Achse. Die Durchtrittstelle dieser Achse ist je an einer kleinen Ausziehung nach cranial und caudal gegen den Chordascheidenstrang des benachbarten Wirbelkörpers zu erkennen.

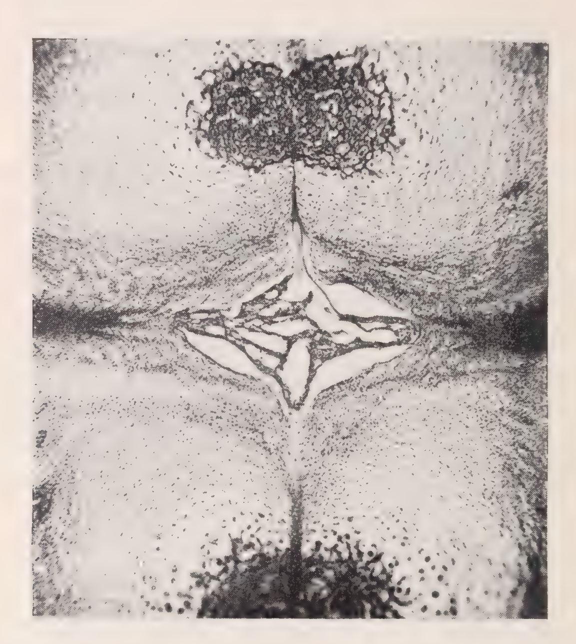


Abb. 8.
Embryo von 70 mm SSL.
Frontalschnitt. Breites Chordasegment mit deutlicher Retikulumbildung.

Die Struktur des Chordasegmentes wird unter Zunahme der Schleimmassen immer grobmaschiger (Abb. 8). Die Chordazellen in den verbleibenden Zellsträngen werden immer stärker zusammengedrückt und in die Länge gezogen. Vakuolisierte, blasige Chordazellen sind in den meisten Fällen in der Minderzahl. Die anderen Zellen sind länglich und flach, oft verästelt und faden- oder sternförmig auseinandergezogen. Membran und Kern zeigen eine immer deutlicher werdende acidophile Färbbarkeit. Die Membranen sind derb und faserig, die Kerne auffallend kompakt.

Die Chordascheide ist im Gegensatz zu früher sehr stark baso-

phil färbbar, hat sich aber nicht mehr weiter verdickt. Sie ist wie früher homogen oder längs gestreift und schliesst oft, besonders in der Wirbelkörpermitte, einen zentralen Strang einer dunkleren, meist körnigen Masse mit einzelnen längsgestellten Chordazellkernen ein. Gelegentlich führen diese Einschlüsse zu einer spindelförmigen Anschwellung des Chordascheidenstranges im Zentrum des Wirbelkörpers.

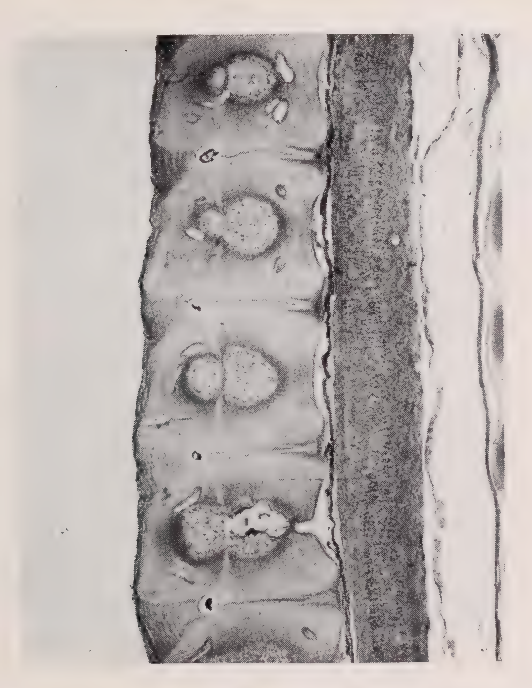


Abb. 9.
Halswirbelsäule eines Embryos von 80 mm SSL.
Ausgeprägte dorsalkonvexe Chordabogen.

Im Bereiche des Kalkknorpelkernes bleibt der Chordascheidenstrang erhalten. An der Durchtrittsstelle sieht man im Sagittal- und Frontalschnitt häufig eine Einziehung des Kernes, sodass er ein semmelförmiges Aussehen erhält (Abb. 6, 9). Nicht selten zeigt der Chordascheidenstrang innerhalb des Kalkknorpelkernes eine acidophile Färbung.

Bei älteren Embryonen (von 80 mm SSL an), deren Wirbelkörper bereits Knochenkerne enthalten, wird der Chordascheiden-

strang aufgelöst, bleibt aber häufig etwas länger erhalten als der Kalkknorpelkern. In den Knorpelplatten der Wirbelkörper ist er gegen das Wirbelkörperzentrum zu deutlich als dicker, dunkler, basophiler Strang erhalten (Abb. 8). Gegen die Zwischenwirbelscheibe zu hat sich die Chordascheide ebenfalls verbreitert und gleichzeitig mit der Knorpelgrundsubstanz verwischt. Dadurch ist der frühere Chordascheidentrichter zum grössten Teil ausgefüllt und nur noch kenntlich an einem hellen, aus Knorpelgrundsubstanz bestehenden, zellfreien Kegel, in welchem der Chordascheidenstrang nicht mehr zu unterscheiden ist (Abb. 8). Im Bereiche dieses zellfreien Feldes bleibt nur noch eine kleine, trichterförmige Öffnung gegen die Chordahöhle zu erhalten.

6. Bei Embryonen von 130—200 mm SSL bestehen die Wirbelkörper aus einem zentralen, kompakten Knochenkern und einer caudalen und cranialen hyalinen Knorpelplatte. Innerhalb der Knochenkerne ist von dem Chordascheidenstrang nichts mehr zu sehen. Im Bereiche der Knorpelplatten erkennt man den schon beschriebenen, zellfreien, kegelförmigen Bezirk. In einzelnen Fällen findet man auch noch den basophilen, in der Knorpelgrundsubstanz sich verwischenden Chordascheidenstrang.

Zentral in der Zwischenwirbelscheibe liegt die diskusförmige Chordahöhle. Ihr Durchmesser beträgt gut die halbe Breite der Zwischenwirbelscheibe. Die bisher scharfe Grenze der Chordahöhle beginnt sich etwas zu verwischen. Die Schleimmassen aus dem Inneren der Chordahöhle dringen, ganz besonders nach dorsal, zwischen die innersten Schichten des umgebenden Gewebes ein und lockern dieses auf (Abb. 10). Die Höhlenwand ist deshalb unregelmässig und aufgefasert. Etwas ventral von der Symmetrieachse der Wirbelkörper zeigt die Chordahöhle als Rest des Chordascheidentrichters je eine kleine, wirbelkörperwärts gerichtete Ausziehung. Im Sagittalschnitt weist sie einen stumpfen und einen spitzen Pol auf. Zuerst ist der ventral gelegene Pol der stumpfere. Allmählich dehnt sie sich aber unter Einschmelzung von umgebendem Gewebe dorsalwärts immer mehr aus und wird hier immer geräumiger, sodass nun das dorsale Ende zum stumpferen Pol wird. Schliesslich erhält man das Bild einer Birne mit dorsalwärts gelegenem stumpfem Pol.

Das Innere der Chordahöhle ist von den Bestandteilen des späteren Nucleus pulposus nur unvollständig ausgefüllt. Immer

sieht man einige Spalt- und Hohlräume. Die Hauptmasse bildet die helle, basophile, meist homogene, oft aber auch klumpige, bandförmige oder gefaserte Schleimsubstanz (Abb. 10). In ihr befinden sich die Überreste des Chordaretikulums. In den Aussenschichten findet man auch etwa dunklere, basophile, kernhaltige, längsgefaserte Bänder des umgebenden Gewebes, die sich in die Chordahöhle hinein loslösen.

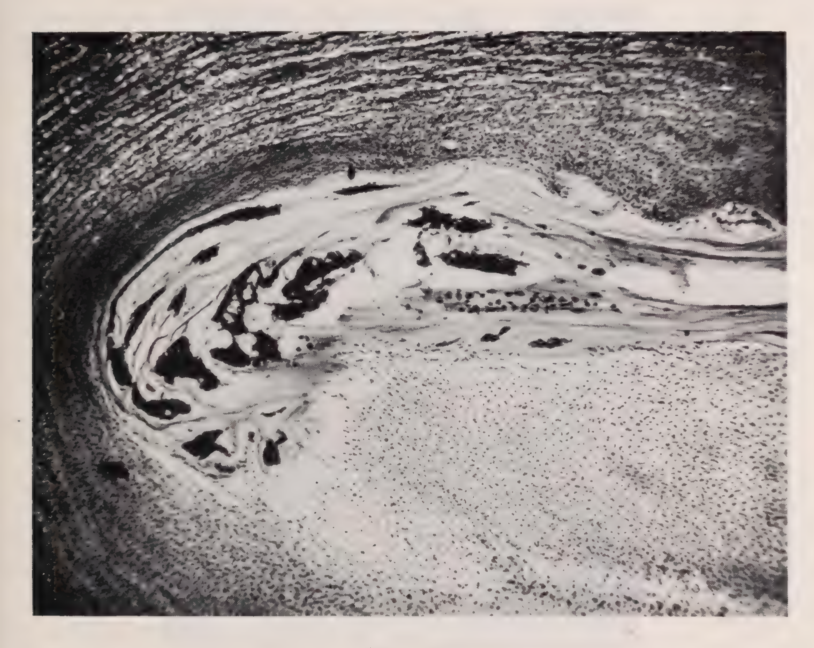


Abb. 10.

Horizontalschnitt durch die Chordahöhle eines älteren Fetus. Kompakte Gewebsbröckel des aufgelösten Chordaretikulums innerhalb der mit Schleim erfüllten Chordahöhle.

Der netzartige Zusammenhang des Chordaretikulums wird unter fortwährender Zunahme der interzellulären Schleimmassen ganz auseinander gerissen, bis man nur noch einzelne, stark acidophile Bröckel und Stränge von Chordagewebe in der die Chordahöhle erfüllenden Schleimmasse sehen kann (Abb. 10). Zum Teil lassen sich noch ganz gut bläschenförmige Zellen mit zentralem, rundem Kern erkennen, zum Teil sind die Zellen aber auch kompakt und klumpig zusammengepresst, sodass sich die Zellbestandteile kaum mehr differenzieren lassen. Oft stehen diese Gewebsbröckel noch mit-

einander im Zusammenhang, oft sind aber auch die Zellen einzeln losgelöst oder zerrissen, sodass nur noch Kernreste und faserartige Überreste der Zellmembran zu erkennen sind. Einzelne und in kleinen Gruppen zusammenstehende Zellen zeigen häufig ausser kompakten, pyknotischen Kernen eine Abnahme ihrer Färbbarkeit, bis man oft nur noch schattenhafte Konturen wahrnehmen kann.

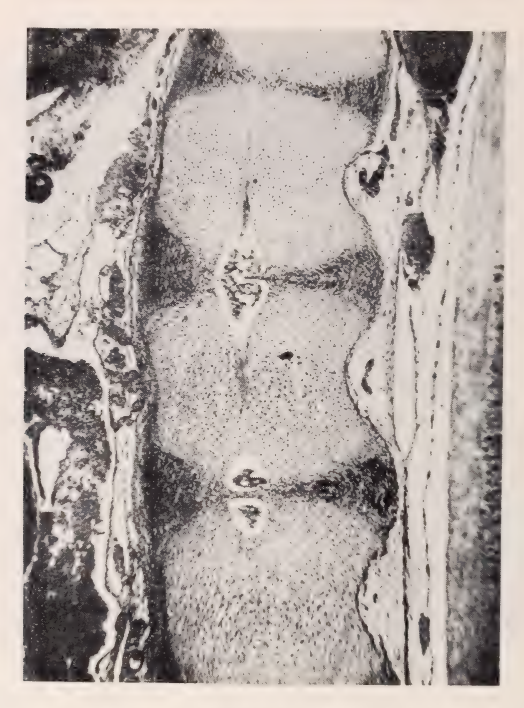


Abb. 11.
Embryo von 30 mm SSL.
Partielle Unterteilung des spindeligen Chordasegmentes durch dorsolaterale Einschnürung.

7. Im folgenden Abschnitt sollen noch zwei besonders auffallende Befunde, die in mehr als einem Stadium erhoben werden konnten, beschrieben werden.

Bei zahlreichen Embryonen von 20—150 mm SSL liess sich eine Unterteilung des Chordasegmentes beobachten. Man sieht dabei auf einzelnen sagittalen und frontalen Schnitten eine Trennung des meist acidophilen Chordasegmentes durch ein Band basophilen, parachordalen Gewebes. Meist handelt es sich um

eine horizontale (Abb. 11) oder schräge Unterteilung in einen cranialen und einen caudalen Abschnitt. Seltener kommt auch eine vertikale Segmentierung in zwei, gelegentlich sogar drei nebeneinander liegende Abschnitte vor. Bei älteren Embryonen, bei denen kein einheitliches Chordasegment mehr vorliegt, konnte auch in vereinzelten Fällen eine vertikale Aufteilung der Chordahöhle gefunden werden. Um eine plastische Vorstellung solcher Doppelsegmente zu gewinnen, wurden die entsprechenden Serien durchgemustert und gezeichnet. Dabei zeigte es sich, dass die Trennung in zwei Segmentabschnitte nie eine vollständige ist. Meist handelt es sich nur um eine vom Rande herkommende Einschnürung oder seltener um eine frei durch das Chordasegment ziehende Gewebsbrücke. Bei der horizontalen Unterteilung ist es meist eine von dorsal und lateral herkommende Einschnürung. Ein dorsaler Frontalschnitt oder ein lateraler Sagittalschnitt zeigen dann das auffallende Bild eines vollständig zweigeteilten Segmentes (Abb. 11). Die vertikale Segmentierung konnte nur auf stark dorsal oder stark ventral gelegenen Frontalschnitten gesehen werden. Bei Durchsicht der Serien kann man erkennen, dass es sich einfach um eine unregelmässige, dorsoventrale Flächenausdehnung des Chordasegmentes handelt.

Eine weitere Besonderheit ist das recht häufige Vorkommen von kleinen, a n a b n o r m e r S t e l l e l i e g e n d e n C h o r d a t e i l e n. Meistens sind es kleine Gewebsverbände, die nach Bildung des intervertebralen Chordasegmentes noch im vertebralen Chordascheidenstrang oder später auch im zellfreien Kegel der knorpeligen Wirbelkörperplatte verblieben sind. Seltener sieht man kleinste Chordateile auch seitlich des Chordascheidenstranges im Wirbelkörper oder seitlich des Chordasegmentes in der Zwischenwirbelscheibe eingeschlossen.

III. BESPRECHUNG DER UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE

1. Lage der Chorda dorsalis.

Die Chorda ist ein durch die ganze Wirbelsäule ziehender, zusammenhängender Zellstrang. Erst mit Auftreten der Ossifikationskerne zerfällt seine Kontinuität. Bei Embryonen von mehr als 150—200 mm SSL findet man Chordamaterial nur noch im Bereiche der späteren Nuclei pulposi.

In den frühesten Stadien der mesenchymalen Wirbelsäule verläuft die Chorda zentral durch die Mitte der Wirbelkörper und der Zwischenwirbelscheiben. Von 10 mm SSL an liegt sie aber, wie unser Material (Abb. 5, 6, 9) und die zahlreichen Bilder im Schrifttum einheitlich zeigen, nicht mehr in der Mitte des Sagittaldurchmessers, sondern ausnahmslos ventralwärts davon. Es ist an dieser Tatsache festzuhalten, obschon manche Autoren und Lehrbücher die Chorda als genau zentral gelegen beschreiben.

Was die äussere Formwandlung der Chorda anbelangt, so sind zwei Erscheinungen besonders auffallend. Die eine betrifft die segmentale Gliederung mit der Entstehung der Chordasegmente. die andere das Auftreten von Chordawellen oder Chordabogen.

2. Gliederung der Chorda dorsalis.

Bei Embryonen von 10—15 mm SSL beginnt sich in der bisher gleichmässig dicken, ungegliederten Chorda eine segmentale Gliederung abzuzeichnen, die dann bei Embryonen von 20 mm SSL deutlich ausgeprägt ist. Innerhalb der Wirbelkörper vermindern sich die Chordazellen zusehends, während gleichzeitig die intervertebral gelegenen Chordazellen eine immer stärkere Vermehrung erfahren. Es entsteht auf diese Weise die perlschnurartige Chorda. deren Anschwellungen die intervertebralen Chordasegmente, deren Zwischenstücke die Abschnitte des vertebralen Chordascheidenstranges bilden.

Das Zustandekommen dieser Chordagliederung ist eines der hauptsächlichsten Probleme in der Morphogenese der Chorda dorsalis. Grundsätzlich sind zwei Möglichkeiten zu beachten. Handelt es sich um ein Zugrundegehen der Chordazellen im vertebralen und um eine wachstumsmässige Vermehrung der Chordazellen im intervertebralen Abschnitt ? Oder handelt es sich einfach um eine passive Zellverschiebung aus dem vertebralen in den intervertebralen Abschnitt ? Schon Kölliker (1879), und später vor allem Schaffer (1910), haben die Hypothese aufgestellt, dass es sich um eine Zellverschiebung handeln müsse. Diese Annahme ist aber noch lange nicht allgemein anerkannt, erwähnt doch noch Junghanns (1939) in seinem Handbuchartikel der Wirbelsäule nur, Schaffer glaube, dass die Chordazellen nach dem Zwischenwirbelraum zu gedrängt werden.

Versuchen wir an Hand unseres Materiales diese Frage abzuklären. Tatsache ist, dass sich die Chordazellen in der Wirbelkörperanlage vermindern und in der Anlage der Zwischenwirbelscheibe vermehren. Die Gesamtzahl der Zellen bleibt aber, wie wir feststellen konnten, etwa gleich. In der Tat sind Mitosen in diesem Alter auch nicht mehr anzutreffen. Schon diese Tatsache genügt, um eine wachstumsmässige Zellvermehrung abzulehnen. Es kann somit nur eine Zellverschiebung angenommen werden. Da die Chordazellen isolierbare, von Membranen umschlossene, druckelastische Blasen darstellen (SCHAFFER), ist die mechanische Voraussetzung für eine passive Beweglichkeit gegeben. Umgekehrt ist in dem entstehenden Wirbelkörperknorpel, der einen konzentrischen Wachstumsdruck auf den vertebralen Chordaabschnitt ausübt, auch die Ursache für eine solche Zellverschiebung leicht zu finden (SCHAFFER). Durch diesen Druck werden die Chordazellen aus dem Wirbelkörper in die Zwischenwirbelscheiben herausgepresst, und es entstehen die intervertebralen Chordaanschwellungen, die Chordasegmente. Diesen Überlegungen entsprechen auch in jeder Beziehung die Bilder, die wir in unseren Präparaten antreffen. Die Chordazellen innerhalb der Wirbelkörper werden immer spärlicher, ohne dass man zugrundegehende Zellen antreffen kann. Es bleiben zuletzt höchstens noch vereinzelte, deutlich längsgestellte, also seitlichem Druck ausgesetzte Zellkerne innerhalb der Chordascheide übrig. Gegen die Zwischenwirbelscheiben zu, in den späteren Knorpelplatten, wo der konzentrische Druck nicht mehr so stark ist, sehen wir eine trichterförmige Verbreiterung der Chordascheide, aus der die Chordazellen dicht gedrängt herausquellen. Gelegentlich kann man beobachten, dass kleinere Chordagewebsteile in der Chordascheide zurückbleiben und da noch sehr lange erhalten bleiben.

Schon diese Feststellungen genügen wohl zur Erkenntnis, dass die Gliederung der Chorda durch eine passive Zellverschiebung, und nicht, oder höchstens in geringstem Masse durch ein Zugrundegehen bzw. eine Vermehrung der Zellen bedingt ist. Ein weiteres, allerdings weniger überzeugendes Argument für die Zellverschiebung sieht SCHAFFER in der noch zu besprechenden Schleimbildung des Chordagewebes. Ebenfalls im Sinne dieser Zellverschiebung spricht die nun zu untersuchende Formgestaltung des Chordasegmentes und ganz besonders die Erscheinung der Doppelsegmente.

3. Formgestaltung des Chordasegmentes.

Das Chordasegment zeigt im Laufe der Wirbelsäulenentwicklung eine charakteristische Formwandlung, die gewisse Rückschlüsse auf die einwirkenden Kräfte und damit auf die dynamischen Vorgänge bei der Chordaentwicklung erlaubt. Im allgemeinen sind die Phasen dieser Formwandlung für eine bestimmte Grösse des Embryos charakteristisch. Da aber die Chordaentwicklung immer in den unteren Thorakal- und oberen Lumbalabschnitten am weitesten vorgeschritten ist, können sehr oft in der gleichen Wirbelsäule verschiedene Stadien nebeneinander beobachtet werden. Ausserdem zeigt sich in der Form des Chordasegmentes eine ganz besonders grosse individuelle Verschiedenheit der Entwicklungsgeschwindigkeit. Die nachfolgenden Zeitangaben haben aus diesen Gründen nur schematische Bedeutung.

Von etwa 20 mm SSL an können wir von einem eigentlichen Chordasegment sprechen. Dieses stellt vorerst eine schlanke, langgezogene Spindel dar. Im Laufe der Entwicklung erhält diese Spindel eine immer gedrungenere und plumpere Form. Böhmig (1930), der diese Formentwicklung, allerdings nur als Sagittalschnittbild besonders beschreibt, spricht von der Rhombusform des Chordasegmentes, wobei die stumpfen Winkel zuerst dorsoventral und nachher cranio-caudal gerichtet sind. Später, bei Embryonen von 80—100 mm SSL, dehnt sich das Chordasegment besonders nach dorsal weiter aus. Auf diese Weise erhält das Segment die Form eines doppelten Kegels mit exzentrischer, nämlich ventralwärts gelegener Achse. Böhmig beschreibt das Sagittalschnittbild dieser Phase als pilzförmig, ein sehr unglücklicher Ausdruck für die eigentliche räumliche Form des Segmentes. Dieser Doppelkegel dehnt sich unter allmählicher Abflachung nach allen Seiten, besonders aber nach dorsal, weiter aus, sodass bei Embryonen von 150 mm SSL und mehr das Chordasegment eine zentral in der Zwischenwirbelscheibe liegende Scheibe darstellt. Im Sagittalschnitt entspricht dieses Stadium der von Böhmig beschriebenen Stabform des Segmentes. Im weiteren Verlauf, bei Embryonen von 170 mm SSL und mehr, geht dann die Einheit des Chordasegmentes verloren, und es liegen nur noch Bruchstücke desselben innerhalb der Chordahöhle. Zuerst ist im Sagittalschnitt

der ventrale Pol der Chordahöhle der stumpfere, später ist es infolge stärkerer Ausdehnung der dorsale Pol.

Überblickt man diese Formveränderungen (Abb. 12), so erkennt man vor allem zwei auf das Chordasegment einwirkende Kräfte. Die eine bedingt die Zusammenstauchung, die andere die Dorsalausdehnung des Segmentes. Die Verkürzung und Verbreiterung der Spindel muss auf einen von cranial und caudal wirkenden Druck zurückgeführt werden. Dieser Druck kann nur in der Auspressung der Chordazellen aus den benachbarten Wirbelkörpern bestehen. Die nachfolgende Ausdehnung nach dorsal kann ohne weiteres mit der bestehenden Gesamtkyphose der Wirbelsäule erklärt werden. Die dem Chordasegment zuströmenden Zellen

25 mm 50 mm 100 mm 150 mm 200 mm

Abb. 12.
Schema der Formgestaltung des Chordasegmentes.

lagern sich nämlich vor allem in Richtung des geringeren Druckes, d. h. auf die konvexe Seite der Wirbelsäulenkrümmung, also nach dorsal. Mit der weiteren Ausbildung des Wirbelkörperknorpels wird das Segment immer flacher gedrückt und dehnt sich immer weiter aus, bis es die oben beschriebene Scheibenform erreicht hat.

4. Verdoppelung des Chordasegmentes.

Nach Darstellung dieser Formentwicklung des Chordasegmentes bleibt uns noch die Aufgabe, die eingangs beschriebene Unterteilung des Chordasegmentes zu untersuchen. Wir haben gesehen, dass in unserem Material bei sämtlichen Altersstadien, in denen das Chordasegment vorkommt, eine Unterteilung des Segmentes recht oft zu finden ist. Häufiger ist die horizontale Segmentierung in einen cranialen und in einen caudalen Abschnitt (Abb. 11), seltener die

vertikale in zwei nebeneinander liegende Abschnitte. Die Unterteilung ist nie vollkommen, sondern immer nur partiell. Bei der horizontalen Unterteilung handelt es sich meistens um eine dorsolaterale Einschnürung und bei der vertikalen Unterteilung um eine unregelmässige Flächenausdehnung des Chordasegmentes in ventraler und dorsaler Richtung.

Die Literatur gibt nur sehr spärliche Angaben über solche Doppelsegmente. SCHAFFER beschrieb als erster Einschnürungen und Zerschnürungen des intervertebralen Chordasegmentes beim Schweineembryo. BÖHMIG beobachtete eine Unterteilung des intervertebralen Chordasegmentes auch beim menschlichen Embryo. Das Segment zeigte eine Trennung in einen cranialen und einen caudalen, seltener auch in einen ventralen und einen dorsalen Abschnitt. Die craniocaudale Segmentierung entspricht unseren Befunden, während die ventrodorsale Unterteilung in unserem Material nicht festgestellt werden konnte. BÖHMIG gibt leider nicht an, ob es sich dabei um eine totale Unterteilung des Chordasegmentes oder nur um das Bild einzelner Schnitte handelt.

Ursache, Art der Entstehung und Bedeutung dieser Segmentierung sind bisher nicht bekannt. SCHAFFER und auch BÖHMIG bringen zwar diese Befunde mit den infolge der Wirbelsäulenkrümmung entstehenden ungleichmässigen Druckverhältnissen an der konvexen und der konkaven Krümmungsseite der Wirbelsäule in Zusammenhang. Diese Verhältnisse sind sicher massgebend für die Ausdehnung des wasserreichen, druckelastischen Chordasegmentes in der Horizontalebene, indem dieses sich nach der Seite des geringeren Druckes, nämlich nach der konvexen Seite der Wirbelsäulenkrümmung, also nach dorsal stärker ausdehnt. Ob aber auch die gleichen Ursachen für die Zerschnürung des Chordasegmentes verantwortlich zu machen sind, scheint doch sehr fraglich. Auch bei Annahme dieser Hypothese könnte man sich die Art und Weise der Entstehung der Segmentierung, besonders der craniocaudalen, kaum erklären.

Was die Bedeutung der Segmentierung anbetrifft, so nimmt BÖHMIG (1931) an, dass es sich um einen pathologischen Prozess handelt. Vor allem glaubt er, dass bei der dorsoventralen Segmentierung eine Fehlbildung des späteren Nucleus pulposus auftreten muss. Er hat denn auch beim Erwachsenen Fälle mit einer gleichen Unterteilung beobachtet und führt diese Befunde auf diejenigen

beim Embryo zurück. Diese Fälle betreffen allerdings nur die dorsoventrale Segmentierung, die wir in unserem Material nicht finden konnten, und nie die craniocaudale, die beim Embryo sicher die viel häufigere ist. Die Tatsache, dass die craniocaudale Unterteilung in unserem Material recht häufig beobachtet werden kann, dass dabei niemals eine vollständige, sondern immer nur eine partielle Einschnürung vorliegt, und dass beim älteren Embryo und auch später entsprechende Bilder noch nie gefunden wurden, legt die Vermutung nahe, dass es sich nicht um einen pathologischen, sondern um einen vorübergehenden Normalzustand handelt.

Die Annahme einer causalen Beziehung solcher Doppelsegmente mit den Krümmungs- und Druckverhältnissen der Wirbelsäule befriedigt also wohl kaum, ebensowenig die Deutung als pathologischer Prozess. Viel eher scheint das Vorkommen dieser Segmentierung, wenigstens der horizontalen, mit der normalen Entstehung der Chordasegmente in Zusammenhang zu stehen. Diese erfolgt, wie wir gezeigt haben, durch Abdrängen der vertebralen Chordazellen nach der Zwischenwirbelscheibe. Es ist nun aber durchaus verständlich, dass die von cranial und caudal aus den benachbarten Wirbelkörpern in den intervertebralen Abschnitt herausgedrückten Chordazellen nicht immer sofort in einen gemeinsamen Haufen zu liegen kommen, sondern zunächst ebensogut in zwei getrennten, der oberen und unteren Wirbelkörperfläche anliegenden Haufen, also einem cranialen und einem caudalen Segment vorliegen können. Diese beiden Teile sind selbstverständlich nicht total voneinander getrennt, sondern durch die schon ursprünglich intervertebral liegenden Chordazellen miteinander verbunden. Im Laufe der weiteren Entwicklung wird diese Verbindungsstelle dann immer breiter, bis sich beide Haufen vereinigt haben. Da die Zellen des Chordasegmentes infolge der Wirbelsäulenkrümmung eher nach dorsal gepresst werden, ist auch verständlich, dass die horizontale Einschnürung besonders dorsal beobachtet werden kann. Auf diese Weise erklärt sich die in einer gewissen Entwicklungsphase auftretende partielle Unterteilung des Chordasegmentes in einen cranialen und in einen caudalen Abschnitt.

Was die vertikale Unterteilung in zwei lateral nebeneinander liegende Abschnitte betrifft, so haben unsere Beobachtungen schon ergeben, dass es sich um einen ganz anderen Vorgang handeln muss, nämlich einfach um eine unregelmässige dorsale und ventrale

Flächenausdehnung des intervertebralen Chordasegmentes. Die von Böhmig beobachtete vertikale Unterteilung in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt, die wir nicht finden konnten, hat möglicherweise die gleiche Genese.

Das Vorkommen der Doppelsegmente lässt sich folgendermassen zusammenfassen. Die Unterteilung des intervertebralen Chordasegmentes ist recht häufig. Sie ist nie vollständig, sondern immer nur partiell. Die häufigere horizontale Segmentierung in ein craniales und ein caudales Segment entspricht dem von cranial und caudal erfolgenden Zellzustrom und ist als Vorstufe in der Entstehung des einheitlichen Chordasegmentes anzusehen. Die seltenere vertikale Segmentierung in zwei laterale Abschnitte ist auf eine unregelmässige Flächenausdehnung des Chordasegmentes in dorsaler und ventraler Richtung zurückzuführen. Beide Formen können nicht als pathologischer Prozess angesehen werden. Dagegen ist die vertikale Segmentierung in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt möglicherweise als Vorstufe späterer Missbildungen aufzufassen (Böhmig).

5. Verlauf der Chorda dorsalis und Chordabogen.

Überblicken wir unser Material im Hinblick auf den Verlauf der Chorda, so fällt uns die Tatsache der nur zeitweilig auftretenden, segmentalen, in der Sagittalebene liegenden Chordabiegungen auf. Wir können in zwei verschiedenen Perioden je eine charakteristische Form dieser Chordabogen feststellen. Bei Embryonen von 6—12 mm SSL sehen wir einen regelmässigen, segmentalen, wellenförmigen Verlauf der gleichmässig dicken, ungegliederten Chorda (Abb. 3). Vertebral verlaufen die Wellen ventralkonvex und intervertebral dorsalkonvex. In der folgenden Phase streckt sich die Chorda wieder, um später, bei Embryonen von 35—150 mm SSL, erneut eine segmentale Verbiegung, diesmal aber von ganz anderer Art, aufzuweisen. Hier handelt es sich um dorsalkonvexe Ausbiegungen des vertebralen Chordascheidenstranges, wodurch der Gesamtverlauf der Chorda im Bereiche der intervertebralen Chordasegmente regelmässige, ventralwärts vorspringende Knickungen erhält (Abb. 6, 9).

Im Schrifttum sind solche Chordabogen schon wiederholt vermerkt worden, das eine Mal in ihrer Frühform, das andere Mal

in ihrer Spätform, doch betraf es meistens nur Beobachtungen einzelner Fälle. Ein Überblick über ein grösseres Material mit klarer Unterscheidung der Früh- und Spätform liegt nicht vor.

Weitaus die häufigsten Beobachtungen dieser Art findet man über die Spätform bei verschiedenen Säugetierembryonen. Schon Kölliker und Dursy, später vor allem Schaffer beschrieben in der medianen Sagittalebene liegende, segmentale Chordabogen, die während der Knorpel- und beginnenden Ossifikationsphase der Wirbelkörper auftreten. Dabei konnten zwei sich gegensätzlich verhaltende Typen beobachtet werden (Abb. 13). Das eine Mal sind die vertebralen Chordabogen dorsalkonvex und das intervertebrale Chordasegment nach ventral geknickt (Typus A). Das andere Mal findet man gerade das entgegengesetzte Verhalten: ventralkonvexe Chordabogen und nach dorsal geknickte Chordasegmente (Typus B).

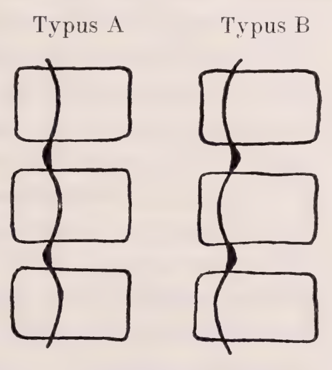


Abb. 13.
Verschiedene Typen von Chordabogen.

Eine Erklärung dieses Verhaltens konnte von den meisten Autoren nicht gegeben werden. Merkwürdig war vor allem das Vorkommen entgegengesetzter Befunde, was möglicherweise aber damit erklärt werden kann, dass diese Autoren die grundsätzlich verschiedene Frühform mit der Spätform zu vergleichen suchten. Dursy dachte an ein besonders starkes Längenwachstum der Chorda. Schaffer glaubte auch da einen Zusammenhang mit den Krümmungsverhältnissen der Wirbelsäule feststellen zu können. Wie wir schon mehrfach ausführten, weichen die druckelastischen Chordasegmente nach der Seite des geringeren Druckes, nämlich nach der konvexen Krümmungsseite der Wirbelsäule aus. Dadurch würde der im Wirbelkörper-Zentrum fixierte Chordascheidenstrang zwangsläufig zu einer Bogenform verzogen. Auf diese Weise sollten bei einer Lordose Chordabogen im Sinne von Typus A, bei einer Kyphose im Sinne von Typus B entstehen. Diese Erklärung erscheint recht einleuchtend. Allerdings muss man dann erwarten, immer gleiche Verhältnisse anzutreffen, da die Haltung der Wirbelsäule in diesem Stadium wohl immer gleich ist. Ausserdem dachte

aber auch SCHAFFER schon an eine weitere Möglichkeit, nämlich an eine Abhängigkeit dieser Chordabogen von der Lage der entstehenden Knorpel- und Kalkknorpelkerne der Wirbelkörper. Auch JUNGHANNS schreibt in seinem Handbuchartikel, dass der dorsal gelegene, stärker wachsende Knorpelherd des Wirbelkörpers eine Verschiebung des vertebralen Chordascheidenstranges nach ventral und damit also ventral gerichtete Chordabogen im Wirbelkörper verursacht. Alle diese Angaben stammen vorwiegend aus Untersuchungen bei Säugetierembryonen. Es ist deshalb nicht unsere Aufgabe, darauf näher einzugehen, doch wollen wir später untersuchen, inwieweit sie auf die Verhältnisse beim menschlichen Embryo angewendet werden können.

Für die Spätform der Chordabogen beim menschlichen Embryo sind nur wenige genaue Beschreibungen in der Literatur vorhanden. Die besten Angaben stammen von DURSY, der Chordabogen vom Typus A als regelmässige Erscheinung erwähnt. Bei SCHAFFER findet man die Beschreibung der Brustwirbelsäule eines Embryos von 170 mm SSL mit Chordabogen vom Typus A. BÖHMIG, der solche Chordabogen als V- oder Dachform der Chorda charakterisiert, beschreibt die Halswirbelsäule eines Embryos von 86 mm SSL mit umgekehrtem Verhalten. Dieser Fall scheint im Schrifttum der einzige Fall mit Chordabogen von Typus B beim menschlichen Embryo zu sein, hält aber einer Kritik kaum stand, da die beiliegende Photographie (BÖHMIG 1930, Abb. 9) eindeutig Chordabogen vom Typus A zeigt und bei der Interpretation offenbar eine Seitenverwechslung unterlaufen ist. BÖHMIG sieht in diesen Bildern die Vorstufen für spätere Anomalien des Nucleus pulposus und der Zwischenwirbelscheibe.

Trotz der geringen Literaturangaben zeigt unser Material, dass die Spätform der Chordabogen im Knorpel- und beginnenden Ossifikationsstadium der Wirbelsäule eine regelmässige Erscheinung darstellt. Diese Ansicht findet ihre Bestätigung in zahlreichen Abbildungen aus Arbeiten über die Chorda oder die Wirbelsäule, auf denen man Chordabogen feststellen kann, ohne dass der Autor dieser Tatsache sein Augenmerk zugewendet hätte. Meist sind die Chordabogen allerdings nicht sehr stark ausgeprägt. Immer zeigen sie aber die vertebral dorsalkonvexe Form von Typus A. In früheren Stadien ist der Chordascheidenstrang noch schnurgerade, in späteren überhaupt nicht mehr vorhanden.

Was ist nun die Entstehungsursache der Spätform der Chordabogen beim Menschen ? Prüfen wir die weiter oben angeführten, für die Embryonen verschiedener Säugetiere im Schrifttum vorliegenden Erklärungsversuche. Die Annahme eines besonders starken Längenwachstums der Chorda kann nicht zutreffen, da das Chordagewebe in diesem Stadium keine Mitosen mehr zeigt, und da der vertebrale Chordascheidenstrang sozusagen zellfrei ist, also kaum mehr ein eigentliches Längenwachstum aufweisen kann. Die zunächst wohl am ehesten einleuchtende Annahme eines Zusammenhanges mit der Wirbelsäulenkrümmung kann ebenfalls nicht stimmen, da die Wirbelsäule menschlicher Embryonen dieses Alters nach Angaben von Keibel-Mall (1910) und auf Grund eigener Nachprüfungen in ihrer Gesamtheit immer eine Kyphose bildet, und somit gerade gegensätzliche Chordabogen zu erwarten wären. Es bleibt als Erklärung noch die Annahme übrig, dass der Chordastrang innerhalb der Wirbelkörper durch die Bildung des Knorpel- und Kalkknorpelkernes nach dorsal verzogen wird. Knorpel- und Kalkknorpelkern werden als einheitlicher, unpaarer, perichordaler Kern angelegt (Schinz und Töndury). Die Annahme einer Verdrängung der Chorda durch einen stärker wachsenden ventralen oder dorsalen Kern (Junghanns) kann also sicher nicht stimmen. Wenn aber der Zusammenhang zwischen Knorpelzentrum und Chordabogen auch nicht so einfach ist, so müssen wir doch annehmen, dass ein solcher existiert. Allerdings können wir nichts Genaueres über diesen Zusammenhang aussagen. Ein anderer auffallend regelmässiger Befund weist ebenfalls auf einen solchen Zusammenhang hin. Es ist dies die Beobachtung, dass im Sagittal- und Frontalschnitt der Kalkknorpelkern dort, wo die Chorda durch ihn hindurchzieht, trichterförmig eingezogen ist (Abb. 6, 8, 9).

Nach dieser eingehenden Betrachtung der Spätform der Chordabogen haben wir uns auch noch mit der Frühform der Chordabogen zu befassen. Die im Schrifttum darüber vorliegenden Angaben sind noch spärlicher als die über die Spätform. Minot (1907) beobachtete solche Bogen nicht nur bei menschlichen Embryonen, sondern auch bei verschiedenen Säugetierembryonen. Kunitomo (1918) beschreibt das vorübergehende Auftreten dieser Chordawellen bei menschlichen Embryonen von 7,5—12 mm SSL. Alter der Embryonen und Verlauf der Chorda stehen bei beiden Autoren in Übereinstimmung mit unserem Befund. Man kann also sicher feststellen,

dass die ursprünglich gerade verlaufende Chorda während der Differenzierung des perichordalen Mesenchyms, also bei Embryonen von etwa 6—12 mm SSL, einen segmentalen, wellenförmigen Verlauf aufweist, wobei die Wellen im Gegensatz zur Spätform der Chordabogen vertebral ventralkonvex und intervertebral dorsalkonvex gerichtet sind. Als Ursache kann man hier wohl eine besondere Wachstumsintensität annehmen, da die Chorda in diesen

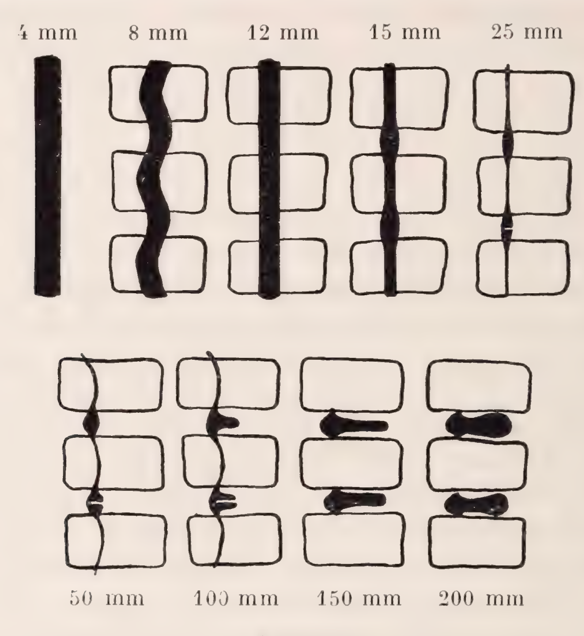


Abb. 14.
Schema der äusseren Morphogenese der menschlichen Chorda dorsalis.

allerjüngsten Stadien ja noch ein eigentliches Wachstum durch Zellvermehrung aufweist.

Die bisherigen Ausführungen über die Formgestaltung des Chordasegmentes und die Erscheinung der Chordabogen lassen sich unter Nichtbeachtung der verschiedenen Grössenverhältnisse in nachfolgendem Schema zusammenfassen (Abb. 14).

6. Histogenese.

In jedem der untersuchten Stadien zeigen die Chordazellen eine auffallend deutliche Zellgrenze. Die Natur dieser scharfen Grenze

ist lange ein umstrittenes Problem gewesen, doch konnte Schaffer durch Isolierung der einzelnen Zellen am frischen Material eindeutig zeigen, dass es sich um Zellmembranen handelt. Ihre mechanisch-funktionelle Aufgabe als druckelastische Blasen können die Chordazellen ja auch nur dann erfüllen, wenn sie von einer kräftigen Membran umschlossen sind, wie auch die gesamte Chorda nur dann als vollwertiges Stützorgan funktionieren kann, wenn ihre Zellen von einer kräftigen Hülle zusammengehalten werden. Die Isolierbarkeit und damit auch gegenseitige Verschieblichkeit ist ausserdem, wie wir gesehen haben, von grundsätzlicher Bedeutung für den Vorgang der Chordagliederung. Es ist zu betonen, dass diese Zellmembranen in allen untersuchten Stadien vorliegen und dass ein Syncytium der Chordazellen, wie es Williams (1908) und Link (1910) beschreiben, niemals vorkommt.

Im frühesten von uns untersuchten Stadium liegen im Chordadurchmesser zwei kubische Zellen nebeneinander (Abb. 2). Unter starker Vermehrung werden diese Zellen dann scheibenförmig zusammengepresst, liegen zu dritt nebeneinander und sind geldrollenartig aneinander gelegt (Abb. 4). Man bezeichnet deshalb dieses Stadium als Geldrollenstadium. Williams bezeichnet dieses Stadium als epithelial, Link als solid und indifferent. Mit diesen Ausdrücken wollen die Autoren zeigen, dass die Chordazellen noch nicht die klassische Blasenform der voll funktionierenden Chorda, wie wir sie bei den niederen Wirbeltieren kennen, besitzen.

In einem nächsten Stadium, gleichzeitig mit der Chordagliederung, verändern sich die Chordazellen weitgehend. Sie verlieren ihre Scheibenform, werden gross, rundlich oder polygonal. Der Kern, der vorerst noch zentral liegt, kommt gegen die Wand zu liegen. Die Zellen nähern sich damit der wohlbekannten klassischen Blasengestalt der Chordazellen (Abb. 7). Dieses Stadium wird meist als das Stadium der Vakuolisierung gekennzeichnet. Immerhin handelt es sich nur um eine Annäherung an die vollwertigen blasigen Chordazellen. Eine so deutliche Blasenstruktur der Zellen, wie wir sie etwa in der Hühnchenentwicklung beobachten können, liegt nicht vor. Zum Teil, aber sicher nur zu einem geringen Teil, mögen auch Schrumpfungsvorgänge bei der Fixation den Blasencharakter der Zellen etwas beeinträchtigen. Zusammenfassend kann man dieses Stadium wohl als eine Weiterentwicklung des Geldrollenstadiums im Sinne eines Ansatzes zu vollwertigen, funktionierenden Chordazellen ansehen.

In einem noch späteren Stadium nimmt das Chordaretikulum eine immer weitmaschigere Struktur an (Abb. 8), und neben blasigen Chordazellen zeigen sich auch Zellen mit deutlichen Rückbildungsvorgängen. Die Membranen werden immer kompakter, die Kerne immer pyknotischer, die ganze Zelle immer acidophiler färbbar. Diese Degenerationserscheinungen, der immer mehr Zellen anheimfallen, stehen im Zusammenhang mit der immer mehr zunehmenden homogenen Grundmasse, die, wie wir noch sehen werden, eine schleimige Substanz darstellt.

Zusammenfassend machen die Chordazellen also folgende histologische Entwicklung durch. Unter der Druckeinwirkung der zunehmenden Zellzahl werden die ursprünglich kubischen Zellen zu den flachen Zellen des Geldrollenstadiums. Aus diesem noch indifferenten Zustand entwickeln sie sich durch Vakuolisierung zum Blasenstadium, um dann unter dem mechanischen Druck der zunehmenden Schleimmassen allmählich der Degeneration anheimzufallen. Bei unseren ältesten Stadien, wie auch bei Neugeborenen, sieht man wohl noch deutliche Chordazellen innerhalb der Gallerte des Nucleus pulposus, doch zeigen sie alle irgendwelche Rückbildungserscheinungen. Zellteilungen konnten wir mit Ausnahme der allerjüngsten Embryonen in keinem der beobachteten Stadien finden. Eine Vermehrung oder gar Wucherung der Chordazellen kommt also in diesem Alter nicht mehr vor. Nicht berücksichtigt haben wir bei unseren Untersuchungen den Zustand des Protoplasmas, das im allgemeinen als körnig beschrieben wird, in unserem Material aber nicht so ideal erhalten ist, dass eindeutige und sichere Beobachtungen angestellt werden könnten.

Unmittelbar im Zusammenhang mit der Entwicklung der Chordazellen stehen noch einige andere Erscheinungen: das Auftreten des perichordalen Spaltraumes, die Bildung der homogenen Grundmasse und die Ausbildung der Chordascheide.

Zwischen eigentlichem Chordagewebe und der umgebenden Chordascheide, ober bei deren Fehlen der umgebenden Chordahöhlenwand, liegt in den meisten unserer Präparate ein Spaltraum. Dieser ist sicher auf Schrumpfungsvorgänge des enorm wasserreichen Chordagewebes infolge der histologischen Technik zurückzuführen. Zu einem kleineren Teil, besonders bei älteren Embryonen, ist dieser Spaltraum allerdings teilweise durch die schon mehrmals beschriebene homogene Grundmasse ausgefüllt.

Diese Masse ist immer blass basophil färbbar und meistens homogen. Seltener ist sie streifig, bänderförmig oder klumpig, was wahrscheinlich auf die Fixationseinwirkung zurückzuführen ist. Wir finden sie zuerst im Innern der noch ungegliederten Chorda, später im Innern des Chordascheidenstranges, in den Maschen des Chordaretikulums und im perichordalen Spaltraum. Diese Masse nimmt immer mehr zu und drängt die Chordazellen immer weiter auseinander. Ein Vergleich mit der Knorpelzwischensubstanz liegt auf der Hand. Frühere Autoren wie Link nennen sie deshalb einfach Chordazwischensubstanz. Schaffer konnte dann mit Hilfe von Spezialfärbungen zeigen, dass es sich um eine schleimige Substanz handelt, und dass sie, obwohl von den Chordazellen produziert, niemals im Innern der Chordazellen zu finden ist. Bei einer normalerweise Schleim produzierenden Zelle erwarten wir aber, dass wir auch im Zellinnern Schleim finden können. Anders ist es, wenn von der Zelle ausgeschiedene Zwischensubstanzen erst nachträglich verschleimen, wie dies zum Beispiel für gewisse Tumoren bekannt ist. Dann ist das Zellinnere selbstverständlich frei von Schleim. Bei der Chorda dorsalis handelt es sich wohl um den gleichen Vorgang. Da aber die Verschleimung solcher Zwischensubstanzen im allgemeinen als ein Rückbildungsvorgang aufzufassen ist, dürfen wir wohl auch die Schleimbildung der Chorda als Ausdruck einer Degeneration ansehen. Festhalten müssen wir, dass, im Gegensatz zu Williams und anderen Autoren, die intrazelluläre Vakuolisierung der Chordazellen mit den interzellulär auftretenden Schleimmassen und der dadurch bedingten Ausbildung des Chordaretikulums gar nichts zu tun hat.

7. Chordascheide.

Das letzte Problem der Histogenese bildet die Chordascheide. Während die Literatur über die Chordascheiden der niederen Wirbeltiere ausserordentlich reichhaltig ist, findet man nur sehr spärliche Angaben über eine Chordascheide beim menschlichen Embryo. Schon der Zeitpunkt des ersten Auftretens wird sehr verschieden angegeben. Nach Dursy fehlt in den ersten Wochen eine Chordascheide, nach dem Handbuch von Keibel-Mall wird die Chordascheide am Ende der 4. Woche (= 2,5 mm SSL) ausgebildet, Reiter (1942) beschreibt eine Chordascheide bei einem

3,6 mm langen Embryo, LINK findet eine Chordascheide erst bei 20 mm SSL. In unserem Material lässt sich eine feine Chordascheide mit Ausnahme des jüngsten Embryos von 3,5 mm SSL bei allen Embryonen, also von 5 mm SSL an, beobachten. Früher wird die Grenze zwischen Chorda und perichordalem Gewebe nur durch die Membranen der Chordazellen gebildet.

Zunächst ist es eine homogene, dünne, nach Art des Bindegewebes färbbare, perichordale Membran, deren Aussehen ganz an eine Grundmembran oder an eine Glashaut erinnert. Allgemein wird angenommen, dass es sich um eine von den Chordazellen gebildete elastische Membran handelt, die der primären, elastischen Chordascheide der niederen Wirbeltiere entspricht. Eine zweite innere Chordascheide wie die sekundäre innere Faserscheide der niederen Wirbeltiere ist nicht vorhanden. Ebenso kann eine Scheide mucoider Natur, wie sie WILLIAMS beobachtete, nicht festgestellt werden. Selbstverständlich darf der infolge Schrumpfung der Chorda häufig vorhandene Spaltraum zwischen Chordascheide und Chordagewebe nicht mit einer inneren Scheide verwechselt werden.

Diese einheitliche, basalmembranähnliche Chordascheide bleibt nur kurze Zeit erhalten. Mit der beginnenden Gliederung der Chorda verändert auch sie sich in grundsätzlicher Weise. Diese Veränderung findet im Schrifttum nur wenig Beachtung und ist doch eine der auffallendsten Umgestaltungsvorgänge in der Chordaentwicklung. In den intervertebralen Abschnitten verschwindet die Chordascheide spurlos. In den vertebralen Abschnitten bleibt sie nicht nur erhalten, sondern verdickt sich in ganz ausserordentlicher Weise. Aus der dünnen Membran entsteht ein dicker, strukturloser oder fein längsgestreifter, zuerst hell dann dunkel basophil färbbarer Mantel. In seinem Innern schliesst er eine meist streifige oder körnige Schleimmasse mit vereinzelten, längsgedrückten Chordazellen ein. Im übrigen bildet er einen selbständigen, chordazellfreien Strang, den SCHAFFER sehr passend als Chordascheidenstrang bezeichnet. Morphologisch erinnert er an die Interzellularsubstanz des umgebenden Knorpels, aber auch ebenso an die Schleimsubstanz der Chorda. LINK glaubt deshalb auch, dass dieser Mantel, den er nicht als Chordascheide, sondern vorsichtig als Markierungsschicht bezeichnet, nicht mehr die eigentliche Chordascheide, sondern eine Kittmasse aus Chordascheide, Knorpelgrundsubstanz, Chordazwischensubstanz und untergegangenen Chordazellen dar-

stelle. Schaffer führt die Verdickung der Chordascheide auf intussuszeptionelles Wachstum und Assimilation an die Knorpelsubstanz zurück. Die Chordazwischensubstanz kann wohl kaum daran beteiligt sein, da sie ja hauptsächlich intervertebral auftritt, wo überhaupt keine solche Scheide mehr zu sehen ist. Sehr wohl kann es sich aber um eine Einlagerung von Knorpelgrundsubstanz in die Chordascheide handeln. Diese wird ja auch besonders in diesem Zeitpunkt und in unmittelbarer Umgebung des vertebralen Chordascheidenstranges ausgeschieden. Im ganzen erinnert die Verdickung der Chordascheide an die Quellung einer Glasmembran, wie wir es etwa beim untergehenden Eierstockfollikel beobachten können. Vermutlich wird dabei Knorpelgrundsubstanz aus der Umgebung eingelagert. Kurz zusammenfassend nehmen wir also an, dass die Verdickung der Chordascheide auf Quellung und Einlagerung von Knorpelgrundsubstanz beruht.

IV. ZUSAMMENFASSUNG

1. Es wurden die Wirbelsäulen von 40 Embryonen mit einer SSL von 3,5—200 mm auf das Verhalten der Chorda dorsalis hin untersucht.

2. Bis zum Beginn der Wirbelkörper-Ossifikation ist die Chorda ein durch die ganze Wirbelsäule ziehender kontinuierlicher Zellstrang. Sie verläuft, abgesehen von den allerjüngsten Stadien, immer ventral von der Mitte der Wirbelkörper. Nach dem Auftreten der Ossifikationskerne findet man nur noch im späteren Nucleus pulposus Chordareste.

3. Die zuerst gleichmässig dicke Chorda beginnt sich bei einer SSL von etwa 15 mm segmental zu gliedern. Das zellarme vertebrale Stück wird zum Chordascheidenstrang, das zellreiche intervertebrale Stück zum Chordasegment. Der Vorgang dieser Gliederung beruht auf einer durch den Wachstumsdruck des Wirbelkörperknorpels bedingten passiven Verschiebung der Zellen nach den Zwischenwirbelscheiben hin, und nicht auf Zelluntergang bzw. -vermehrung.

4. Das zuerst schlanke, spindelige Chordasegment wird unter dem Zellzufluss aus den benachbarten Wirbelkörpern immer plumper, dehnt sich dann unter dem Einfluss der Wirbelsäulen-

kyphose weiter nach dorsal aus, und erhält schliesslich scheibenförmige Gestalt. Oft sieht man eine partielle Horizontalunterteilung der Segmente, entsprechend dem von cranial und caudal erfolgenden Zellzustrom. Seltener kommen auch andere Unterteilungsformen vor.

5. Die sonst gerade Chorda zeigt während der Differenzierung des perichordalen Mesenchyms einen regelmässigen, segmentalen, im Wirbelkörper ventralkonvexen Wellenverlauf. Später, während der Kalkknorpelphase der Wirbelkörper, treten in den Wirbelkörpern dorsalkonvexe Chordabogen auf. Die Frühform der Chordabogen darf wohl auf ein besonders starkes Wachstum der Chorda zurückgeführt werden, während die Spätform wahrscheinlich mit der Ausbildung der Knorpel- und Kalkknorpelkerne im Zusammenhang steht. Eine Abhängigkeit von der Wirbelsäulenkrümmung besteht nicht.

6. Die Chordazellen zeigen anfänglich ein indifferentes Geldrollenstadium, dann im Verlaufe der Chordagliederung ein blasiges Vakuolenstadium und damit einen Ansatz zur Ausbildung der bekannten, klassischen Chordazelle. Später wird das Gewebe des Chordasegmentes unter Bildung von verschleimender Chordazwischensubstanz zum Chordaretikulum aufgelockert, und die Zellen beginnen deutlichen Rückbildungserscheinungen anheimzufallen. Beim älteren Embryo findet man im Bereiche des späteren Nucleus pulposus eine gallertige Masse mit einzelnen Bröckeln Chordagewebe, dessen Zellen alle deutliche Degenerationszeichen aufweisen. Eine Zellvermehrung findet mit Ausnahme der jüngsten Embryonen in den von uns untersuchten Stadien nicht mehr statt.

7. Eine Chordascheide konnte bei Embryonen von 5 mm SSL an gefunden werden. Zuerst ist sie eine durchgehende, zarte, homogene Membran. Im Bereiche der Chordasegmente verschwindet sie dann, innerhalb der Wirbelkörper verdickt sie sich dagegen unter Quellung und Einlagerung von Knorpelgrundsubstanz. Hier bildet sie den zellfreien Chordascheidenstrang, der erst bei der Ossifikation der Wirbelkörper aufgelöst wird.

Zum Schluss möchte ich Herrn Prof. Dr. med. G. Töndury für seine wertvollen Anregungen und seine Mithilfe bei meiner Arbeit meinen herzlichen Dank aussprechen.

SCHRIFTTUM

1930. Böhmig, R. *Die Blutgefässversorgung der Wirbelbandscheiben, das Verhalten des intervertebralen Chordasegmentes und die Bedeutung beider für die Bandscheibendegeneration.* Arch. klin. Chir., 158.

1931. —— *Die Formanomalien des Nucleus pulposus der Wirbelbandscheiben.* Virch. Arch., 280.

1869. Dursy, E. *Die Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere.* Tübingen.

1882. Froriep, A. *Der Kopfteil der Chorda dorsalis bei menschlichen Embryonen.* Festgabe Jakob Henle, Bonn.

1939. Jungshanns, H. *Die Pathologie der Wirbelsäule.* Handbuch der speziellen pathologischen Anatomie, Bd. IX/4, Berlin.

1910. Keibel, F. und Mall, P. *Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschens.* Leipzig.

1859. Kölliker, A. *Über die Entwicklung der Ligamenta intervertebralia.* Verh. phys. med. Ges. Würzburg, 9 (zit. n. Schaffer 1930).

1879. —— *Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Wirbeltiere.* Leipzig.

1918. Kunitomo, K. *The development and reduction of the tail and of the caudal end of the spinal cord.* Contrib. to Embryol., 8.

1910. Link, A. *Beitrag zur Kenntnis der menschlichen Chorda dorsalis.* Anat. Hefte 42.

1894. Minot, C. S. *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.* Leipzig.

1907. —— *The segmental flexures of the notochord.* Anat. Rec., 1.

1942. Reiter, A. *Die Frühentwicklung der Brustwirbelsäule.* Z. Anat. und Entw.-Gesch., 112.

1910. Schaffer, J. *Die Rückensaite der Säugetiere nach der Geburt nebst Bemerkungen über den Bau und die Verknöcherung der Wirbel.* Sitz.-Ber. Akad. Wiss., Abt. 3, 119.

1920. —— *Vorlesungen über Histologie und Histogenese.* Leipzig.

1930. —— *Die Stützgewebe.* Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. II/2, Berlin.

1942. Schinz, H. R. und Töndury, G. *Zur Entwicklung der menschlichen Wirbelsäule: Die Frühossifikation der Wirbelkörper.* Fortsch. auf d. Geb. d. Rönt.-Strahlen, 66.

1908. Williams, L. W. *The later development of the notochord in mammals.* Amer. J. of Anat., 8.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 1
Tome 52, Fascicule supplémentaire nº 1. — Février 1945

Université de Lausanne
Travaux du Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée

Cytologie de la parthénogénèse chez *Pycnoscelus surinamensis* L.
(Blattariae - Blaberidae - Panchlorinae)

par

Robert MATTHEY

Avec 71 figures, 59 photographies, 9 schémas et 6 tableaux dans le texte.

Publication subventionnée par la Fondation Dr Joachim de Giacomi de la Société helvétique des Sciences naturelles.

SOMMAIRE

Seconde Partie: Discussion générale.

INTRODUCTION

Dans un excellent travail, paru en 1940, G. Roeser a étudié minutieusement les conditions de vie de *Pycnoscelus surinamensis* L. Cette Blatte, originaire des régions tropicales de l'ancien et du nouveau monde, a été introduite accidentellement dans des serres d'Europe et des Etats-Unis où elle prospère parfaitement. Chose curieuse, alors que dans une aire très vaste de son habitat primitif, elle se reproduit par voie bisexuée normale, elle n'est représentée que par des ♀♀ sous nos latitudes et ces ♀♀ se propagent exclusivement par parthénogénèse.

Il est tentant de supposer que, dans l'habitat tropical, vivent, jusqu'ici confondues, deux races, l'une sexuellement normale, l'autre thélytoque. Cette dernière, plus résistante, pourrait seule subsister dans un milieu moins favorable. Nous serions en somme en présence d'un cas de parthénogénèse géographique. C'est dans le dessein de vérifier cette hypothèse que j'ai entrepris d'étudier la cytologie de la parthénogénèse chez ce Blattide. Stimulé par mes recherches sur *Saga pedo* (1941), il m'a paru intéressant d'étendre mes investigations à un autre Orthoptère et d'élucider, si possible, le problème que pose la reproduction de *Pycnoscelus*.

D'autre part, je n'ai pas tardé à constater la pauvreté de nos connaissances sur l'ovogénèse des Insectes, ce qui m'a amené à réétudier avec précision les processus chromosomiques qui sont à la base de ce phénomène. On verra plus bas que cette étude m'a livré bon nombre d'aperçus nouveaux.

Avant d'aborder mon sujet, j'exprimerai ici ma grande reconnaissance à la Fondation D^r J. de Giacomi, de la Société helvétique des Sciences naturelles, qui a bien voulu assumer les frais de publication de ce travail.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

J'adresserai tout d'abord l'expression de ma vive reconnaissance aux aimables correspondants à qui je dois mon matériel: c'est grâce aux bons offices du professeur D^r H. von Lengerken et du D^r Heinroth, directeur de l'Aquarium de Berlin, que j'ai

pu, à une époque difficile, recevoir en abondance les Blattes que je désirais. M. G. Steinbach, stud. rer. nat., a voué tous ses soins à la réussite des expéditions et s'est montré d'une grande prévenance.

Elevage. — Les patientes observations de Roeser m'ont rendu facile la conduite de l'élevage. Dans une serre vitrée, mesurant 1 m. × 0,80 × 0,60, j'ai fait installer un chauffage central à eau permettant de maintenir une température oscillant entre 18° et 24°. Un grand bac de tôle galvanisée est posé au fond de la serre et entouré sur trois côtés par le **U** de cuivre formant le corps de chauffe. J'ai rempli ce bac d'un mélange de tourbe et de terreau de forêt, riche encore en feuilles sèches incomplètement décomposées. Ce milieu, à la surface duquel je dépose quelques feuilles de chou comme nourriture verte complémentaire (Zacher, 1928) est maintenu très humide par des arrosages fréquents. La couche d'humus mise ainsi à la disposition des Blattes est haute de 8 cm. environ. Dans ces conditions l'élevage marche très bien et la reproduction est abondante. Il est facile de capturer les animaux qui s'accumulent volontiers contre les bords internes de la cuvette métallique en raison d'un thermotactisme fortement positif.

Technique cytologique. — Chez la jeune imago il est encore possible de débiter en coupes minces les ovaires inclus à la paraffine. Jusqu'à ce stade on peut donc utiliser les méthodes les plus raffinées. Voici la technique à quoi je me suis arrêté.

F i x a t i o n : L'insecte disséqué rapidement dans la solution physiologique à 0,75 %, les ovaires, débarrassés autant que possible du corps graisseux, sont plongés dans le liquide de Flemming acétifié à 3 %. Selon la grosseur des gonades, la durée de la fixation varie de ½ à 4 heures.

Après lavage à l'eau courante et déshydratation par les alcools à 70°, 95° et 100°, j'utilise l'essence de cèdre comme milieu intermédiaire et j'inclus après deux bains de paraffine. L'épaisseur optimum des coupes est de 8 μ. En général, je traite à la fois les ovaires de 6-12 individus, organes que je réunis, après fixation, dans un tube de verre fermé à une extrémité par un lambeau d'organdi.

C o l o r a t i o n : L'hématoxyline ferrique est peu utilisable en raison de la surabondance des bactéries symbiotiques qui fixent énergiquement le colorant et tendent alors devant les images une trame sombre qui les obscurcit.

Le Feulgen, après hydrolyse à 56° pendant 45-50 minutes, agira durant 4 à 12 heures. Le résultat est excellent et les symbiotes ne se colorent pas. Je reprocherai pourtant à cette technique, d'une part le léger gonflement des chromosomes qu'elle provoque, d'autre part son « impartialité » à l'égard des diverses sortes de chromatine. C'est ainsi que les segments euchromatiques et hétérochromatiques des filaments pachytènes ne sont pas mis en évidence par la fuchsine sulfureuse. Enfin, et malgré une coloration de fond au vert lumière, l'examen des préparations est fatigant pour la vue.

L'ancienne triple coloration de Flemming m'a donné des résultats splendides et ajoute aux avantages du violet de Newton, très prisé actuellement, ceux de la polychromie; grâce à la gamme variée des teintes obtenues les préparations sont merveilleusement lisibles et attrayantes; et la définition est supérieure à celle que donne n'importe quelle autre coloration. La réussite est à peu près assurée par l'emploi du Lugol qui forme avec le violet cristal une combinaison alcoolo-résistante. Il faut cependant remarquer que les temps d'action réciproques de la safranine et du violet doivent être soigneusement respectés si l'on veut opérer à coup sûr. J'utilise, avec quelques modifications, la variante proposée par Margolena (1935) et, désireux de mettre à la disposition de tous une méthode précieuse, je donnerai, avec tous les détails nécessaires, le mode de procéder:

1. Les coupes, descendues dans l'eau, sont rincées dans deux eaux distillées.

2. Séjour de 2 h. ½ dans la safranine à 0,6% (safranine « Grübler » ou « Ciba », 10 grammes; alcool 95°, 155 cc.; eau distillée, 145 cc.; au moment de l'emploi ajouter 80 cc. d'alcool 80° à 20 cc. de la solution mère).

3. Les coupes sont lavées dans trois bains consécutifs d'eau distillée; il est commode d'utiliser une cuvette à rainures permettant de traiter 10 lames à la fois.

4. Bain de Lugol pendant 3 minutes (1 g. de iodure de potassium et 1 g. d'iode sont dissous dans 100 cc. d'alcool 80°).

5. Eau distillée, deux bains.

6. Violet cristal (« Hollborn » ! les autres marques donnent de moins bons résultats) à 1%; 15 minutes. La solution aqueuse, pré-

parée à chaud, doit être filtrée soigneusement avant l'emploi. Cette précaution est très importante et permet d'éviter un inconvénient grave, soit la précipitation du colorant en excès dans l'épaisseur des coupes.

7. On rincera alors trois ou quatre fois à l'eau distillée où les coupes séjourneront pendant le temps qui est nécessaire pour les traiter ensuite individuellement.

8. Lugol, 20 secondes; essuyer le dos et les côtés de la lame.

9. Rincer, très vite et en agitant, dans un premier bain d'alcool 100°; 5 à 10 secondes au maximum.

10. Alcool 100°; si l'on a soin d'agiter, la déshydratation est accomplie en moins de 10 secondes.

11. Essence de girofle avec Orange **G**; la proportion est indifférente; au fond d'un flacon de 50 cc., je verse de l'Orange **G** « Grübler » sur une hauteur de 1 cm., et je complète avec l'essence. Ce temps est le seul délicat: cependant, dans les cas favorables, la différenciation est quasi automatique. Je procède en plongeant la lame dans le mélange, puis en la retirant lentement, puis en la plongeant à nouveau, etc. Après les cinq premières immersions, je rince au xylol et examine avec un faible grossissement; si les coupes sont encore uniformément violettes, une nouvelle série de cinq plongeons les amènera au stade désiré. Il arrive pourtant que la coloration échoue, soit par disparition immédiate du violet sous l'action de l'alcool 100° et de l'essence de girofle, soit au contraire que la fixation de ce même violet se trouve être si énergique qu'il est impossible de l'extraire des préparations. Le premier accident est fréquent lorsque la teneur en acide acétique du Flemming a été abaissée; le deuxième survient en traitant des coupes relativement épaisses et qu'on a étalées trop longtemps. C'est alors l'albumine en excès qui, vraisemblablement, nuit à une différenciation correcte.

12. Rinçage dans quatre bains de xylol; une demi-heure par bain.

13. Baume de Canada ou « Euparal »; dans le premier de ces milieux, la chromatine en mouvement est violette alors que sa teinte tire sur le bleu noir après inclusion dans le second.

Les données obtenues par les méthodes précédentes ont été complétées par l'étude de préparations au carmin acétique; celui-ci présente de grands avantages lorsqu'il s'agit de compter les chromosomes dans des cellules en prophase, ovogonies ou gros noyaux post-pachytènes. Je procède selon les indications de Bauer et Timoféeff (1939) dont je ne m'écarte que sur trois points secondaires: *a*) le traitement au carmin acétique est pratiqué, non sur lame, mais dans un godet couvert d'une plaque de verre, ce qui pare à l'évaporation; *b*) la coloration est prolongée durant une demi-heure, à 40°; *c*) le montage se fait au « Caedax » plutôt qu'à l'« Euparal » qui, à mon avis, rend les objets trop transparents.

Après que les œufs ont commencé, chez l'imago, à prendre leur charge vitelline définitive, il n'est plus possible de travailler uniquement avec la paraffine et l'inclusion à la celloïdine devient un complément indispensable. Je ne me suis rendu à cette nécessité qu'après avoir tenté de nombreux essais comparatifs: si le passage par l'alcool butylique ou par le benzoate de méthyle livrent des blocs qui s'effritent sous le rasoir; si le transport direct de l'alcool absolu dans la paraffine (Krüger, 1942) est un échec complet, l'emploi de l'alcool phéniqué avec hydratation ultérieure des pièces emparaffinées, procédé inventé par Slifer et King (1933), modifié par Roonwal (1935) et repris par Seidler (1939), m'a donné, dans la modalité de ce dernier auteur, des résultats souvent excellents. La technique de Seidler est une acquisition précieuse qui, en certaines occasions, peut remplacer complètement la celloïdine; cependant, dans le cas de *Pycnoscelus*, la confection des coupes ne réussit qu'après fixation au Petrunkewitsch (les pièces fixées aux liquides de Carnoy, Gilson, Bouin, Hollande, Flemming ont été inutilisables), après lequel une coloration à l'hémalun est tout à fait suffisante. La conservation morphologique générale se révèle inférieure, dans le matériel inclus selon Seidler, à ce qu'elle est après imprégnation à la celloïdine: cette dernière, en coupes épaisses de 20 à 25 μ, livre des images d'ensemble remarquables alors que pour l'observation précise d'un point particulier, pour une numération par exemple, les sections à la paraffine de 10 à 12 μ rendent les meilleurs services. C'est donc à l'emploi convergent des deux méthodes que je dois d'avoir pu analyser avec précision le cours des divisions de maturation. Ne voulant donc pas renoncer à certains avantages de la celloïdine, j'ai mis au point une technique

qui facilite énormément l'obtention de séries impeccables tout en réclamant beaucoup moins de temps que les procédés habituels.

F i x a t i o n : Les ovaires imaginaux ou les oothèques sont plongés dans le liquide de PETRUNKEWITSCH (CARNOY et GILSON donnent pour ce matériel des résultats inférieurs) chauffé à 60° environ. Après deux minutes, chaque oothèque est coupée transversalement en deux fragments. Si on le peut, il est avantageux de relâcher, en s'aidant de deux pinces fines, la suture qui s'observe sur l'une des faces de l'enveloppe. Il faut éviter par-dessus tout de léser les faces latérales de l'oothèque, ces faces répondant au côté convexe des œufs où, comme nous le verrons, se déroulent les processus maturatifs. La fixation dure une heure en moyenne.

L a v a g e : Les pièces séjournent 24 heures dans l'alcool 70° iodé, puis, jusqu'à décoloration complète (48 heures, environ) dans l'alcool 70° pur.

D é s h y d r a t a t i o n e t i n c l u s i o n : C'est dans l'alcool 95° que les ovaires sont disséqués de manière à ne garder que les gros ovocytes, et que les œufs oothécaux sont libérés: cette dernière opération, très délicate, se fait sous le binoculaire à l'aide de pinces très fines.

La déshydratation se poursuit alors: alcool 95°, trois bains en 24 heures; alcool absolu, trois bains en 24 heures; alcool-éther, un bain d'un jour. Les œufs séjournent alors pendant une semaine dans la celloïdine (SCHERING) à 2%, pendant une autre semaine dans la celloïdine à 4%, pendant huit jours encore dans la celloïdine à 8%. C'est à ce moment qu'il faut procéder à l'orientation des œufs: j'ai accoutumé de disposer parallèlement en deux ou trois rangées tous les germes d'un même ovaire ou d'une même oothèque. La réduction de volume, par évaporation du solvant, a lieu dans un exsiccateur à $CaCl_2$; au bout de deux ou trois jours, selon la température, la concentration optimum de 16% est atteinte; une exposition de 24 heures aux vapeurs d'alcool 70° précède l'immersion dans le même alcool.

T r a i t e m e n t d e s c o u p e s : Les sections de 20 μ sont épinglées, au fur et à mesure de leur confection, dans de petites cuvettes à photographies (11 × 9 cm.), au fond desquelles on a coulé une couche de paraffine mélangée de noir de fumée et épaisse de

1 cm. environ. Sur ce fond tendre, il est bon de tracer avec une pointe des lignes parallèles écartées de 1 cm. et qui serviront de guides. Dans la cuvette, on verse un peu d'alcool et les coupes, orientées toutes de la même manière, sont transpercées et fixées sur la paraffine au moyen d'une épingle entomologique inoxydable 000. Les sections sont ainsi alignées de gauche à droite et de haut en bas, ce qui assure une sériation correcte. Lorsque la cuvette est complète, je remplace l'alcool par de l'eau distillée qu'il faut renouveler deux ou trois fois. Je colore alors par le carmin à l'alun de chrome qui donne une coloration nucléaire très pure en 6 à 12 heures. Nouveau lavage à l'eau distillée puis déshydratation partielle par les alcools 70° et 95°. Le montage, à l'« Euparal » se fait de la manière suivante : de la main droite, je saisis l'épingle portant la dernière coupe de la série, section que je libère et étale sur une spatule en m'aidant d'une pince maniée de la main gauche. La coupe est alors posée, avec une goutte d'alcool, sur un porte-objet ; quatre sections sont à l'aise sous une lamelle 25/35 qui, chargée d'une larme d'« Euparal », est alors renversée sur la préparation, en évitant les mouvements latéraux et après que l'alcool en excès ait été soutiré rapidement avec un fragment de papier filtre. La préparation est placée sur une platine chauffante (35-40°) et, cinq minutes plus tard, alors que les bords sont déjà solidifiés, chargée d'un poids de plomb (20 g.) déposé délicatement au centre de la lamelle. Les coupes s'étalent admirablement et, deux jours après, les préparations sont sèches. Il est très facile d'enlever avec un chiffon mouillé d'alcool fort l'« Euparal » en excès.

Cette méthode si simple donne des résultats bien supérieurs à ceux que l'on obtient habituellement, et ce dans un temps très court : ses gros avantages sont la suppression du collage, toujours long et incertain, et de la déshydratation par le xylol phéniqué, ce dernier temps s'accompagnant invariablement d'un plissement, voire d'un décollement des coupes. D'autre part, l'usage du baume de Canada est toujours désagréable, soit que, en excès, il empoisse platine et préparation au moment où la lamelle est chargée, soit que, déposé en quantité insuffisante, l'évaporation du solvant s'accompagne de rentrées d'air. Avec l'« Euparal » ces inconvénients n'existent plus. Alors même que la pression du poids de plomb entraîne, rarement d'ailleurs, l'expulsion partielle du milieu d'inclusion, ce dernier, nullement poisseux, n'adhère pas au métal de

la platine; et je n'ai jamais vu se produire des rentrées d'air. Enfin, grâce à la dessication rapide, l'encombrement des tables chauffantes et des étuves est évité, ce qui est important lorsqu'on se livre à la confection quotidienne d'un grand nombre de préparations.

Technique spéciale : Pour l'étude des rapports fonctionnels entre nucléoles et chromosomes, j'ai utilisé les méthodes de coloration spécifique pour l'acide thymonucléique (Feulgen) et zymo- ou pentosenucléique (Brachet, 1942). Si la technique de Feulgen est bien connue, celle de Brachet l'est beaucoup moins: elle consiste à comparer deux séries de coupes provenant de la même pièce (fixée de préférence au Carnoy) et colorées par le vert de méthyle-pyronine d'Unna. Les préparations de la première série servent de témoins; elles sont plongées, les unes 45 minutes, les autres 60 minutes, dans l'eau distillée à 65° puis colorées par le mélange de Unna. Pour les lames de la seconde série, l'eau distillée est remplacée, pendant le même temps et à la même température, par la « ribonucléase » extraite du pancréas du bœuf. Ce ferment, d'action très spécifique, entraîne la dégradation rapide de l'acide zymonucléique, et, par conséquent, la disparition ou l'atténuation de la coloration rouge due à la pyronine, ce colorant se fixant électivement sur l'acide pentosenucléique. La comparaison des deux séries de coupes permet ainsi de préciser la répartition de cet acide dans les divers constituants cellulaires.

Au total, j'ai procédé à 145 fixations portant chacune sur un nombre variable d'individus (de un à trente). Les ovaires ou les oothèques de 500 *Pycnoscelus* au moins m'ont passé sous les yeux.

Première Partie : SPERMATOGÉNÈSE ET OVOGÉNÈSE DE PYCNOSCELUS SURINAMENSIS.

Chapitre Premier

DÉCOUVERTE D'UN MALE. LA SPERMATOGÉNÈSE

Le 8 juillet 1943, j'eus la chance de trouver dans mon élevage un mâle adulte de *Pycnoscelus* (ph. 1)[1]. Cette découverte est restée unique bien que, dans le cours des mois, j'aie examiné plus d'un millier de Blattes. Les testicules de cette espèce sont bien différents de ceux que nous avons accoutumé de rencontrer dans les genres

Ph. 1. [1]
Pycnoscelus surinamensis.
♂ et ♀♀ des races *Major* (M) et *minor* (m).
Grandeur naturelle.

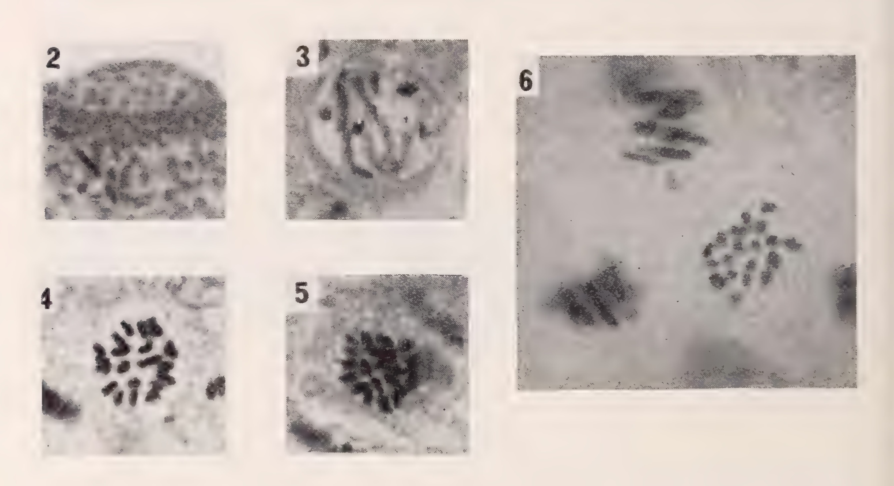
Blatta ou *Periplaneta*; alors que les gonades mâles sont, chez ces derniers, situées très latéralement et formées d'une série d'ampoules distinctes, métamériques, aboutissant séparément dans des canaux déférents très allongés, elles sont, chez *Pycnoscelus*, constituées chacune par huit follicules disposés en rosette à l'extrémité des spermiductes très courts et rapprochés l'un de l'autre sur la ligne médiane. Ces testicules, fixés au Flemming et colorés, soit au Feulgen, soit à l'hématoxyline, renferment encore, à l'extrémité apicale de chaque ampoule, un petit stock de spermatogonies, parmi lesquelles quelques rares mitoses révèlent, par leur exiguïté, leur appartenance aux générations goniales ultimes (ph. 2, p. 12). Les

[1] Ph.: Photo. — Fig.: Figure. — Sch.: Schéma.

stades d'accroissement et de maturation sont richement représentés et le tiers proximal de chaque ampoule est occupé par des spermatozoïdes mûrs. C'est une circonstance très heureuse que ce mâle adulte ait été découvert assez tôt pour que l'étude de ses testicules ait permis une analyse presque complète de la spermatogénèse.

A. Origine du mâle de *Pycnoscelus*.

Comme nous le verrons, il est extrêmement facile de mettre en évidence une digamétie de type **X-O** chez le mâle de notre Blatte,



Ph. 2-6.

Spermatogénèse de *Pycnoscelus surinamensis*.

Ph. 2: Extrémité d'une ampoule testiculaire avec un cyste à spermatogonies et un cyste à spermatocytes préleptotènes. Feulgen. — Ph. 3: Spermatocytes postpachytènes. F. — Ph. 4: Métaphase II avec l'**X**. Heidenhain. — Ph. 5: Id. sans l'**X**. H. — Ph. 6: Métaphase I. F.
Fixé Flemming. Gross. = 200 (ph. 2) et 1200 (ph. 3-6).

schéma qui est de règle pour les espèces bisexuées étudiées jusqu'ici *(Periplaneta, Blatta, Leucophaea)*. La femelle possédant un nombre pair de chromosomes, il semble évident que l'origine de notre mâle est à rechercher dans un phénomène de non-disjonction qui aura entraîné dans le polocyte trois des quatre chromatides issues de la fissuration des 2 **X**. C'est d'ailleurs par des considérations identiques que Pehani (1924) explique l'apparition de mâles sporadiques chez les Phasmides thélytoques. Lorsque je tenterai, dans la partie

générale de ce mémoire, d'analyser les processus cytologiques impliqués dans le déterminisme de la parthénogénèse de *Pycnoscelus*, j'insisterai fortement sur l'importance des processus non-disjonctionnels que j'invoque ici pour rendre compte de l'origine du seul mâle observé dans mes élevages.

B. Spermatogonies, évolution cytaire et divisions de maturation.

Spermatogonies : Chez mon mâle unique, elles appartiennent vraisemblablement à la dernière génération. Leur noyau mesure environ 9 μ. Ce noyau, après coloration à la fuchsine sulfureuse (fig. 1, p. 14), montre de gros prochromosomes anguleux, émettant souvent de fines anastomoses (artifice ?); le nombre de ces éléments est approximativement diploïde. Les préparations à l'hématoxyline (fig. 2, p. 14) permettent de reconnaître, outre ces prochromosomes, les structures suivantes: *a*) un gros nucléole basophile, arrondi, souvent vacuolisé; *b*) un chromosome sexuel en hétéropycnose ayant la forme d'un **V**.

Spermatocytes I : Les cytes les plus jeunes colorés au Feulgen ressemblent beaucoup aux spermatogonies dont ils diffèrent par un diamètre nucléaire plus petit, 6 μ, et par la forme régulièrement arrondie des prochromosomes (fig. 3, p. 14). Les lames bien différenciées, après le Heidenhain, mettent en évidence nucléole et hétérochromosome; elles démontrent de plus, dans les prochromosomes, l'existence de un ou deux points fortement colorés, courts segments hétérochromatiques renfermant possiblement le centromère (fig. 4, p. 14). Sous cette forme, les cytes correspondent tout à fait au stade *c*) de Wilson.

On peut cependant se demander s'il s'agit de véritables cytes ou, au contraire, d'une ultime génération goniale. Le fait de n'avoir jamais vu de mitoses parmi les cellules de ce type milite déjà contre la deuxième hypothèse. Cet argument est pourtant insuffisant; aussi me suis-je efforcé de trouver une démonstration plus pertinente: si nous avons affaire à des spermatogonies, il est clair qu'un cyste de ces éléments doit montrer au minimum deux fois moins de noyaux qu'un cyste à spermatocytes; si par contre il est correct de considérer ces cellules comme de jeunes cytes, il y aura égalité numérique

entre le contenu de l'ampoule qui les renferme et le contenu d'un cyste pachytène, ce dernier stade étant choisi comme particulièrement caractéristique. La numération directe est ici impraticable en raison du grand nombre de cellules. J'ai donc dessiné à la chambre

Fig. 1-11.

Spermatogénèse de *Pycnoscelus surinamensis*.

Fig. 1: Spermatogonie secondaire. Feulgen. — Fig. 2: Id. Heidenhain. — Fig. 3: Spermatocyte de 1er ordre préleptotène. F. — Fig. 4: Id. H. — Fig. 5: Leptoténie. F. — Fig. 6: Id. H. — Fig. 7: Zygoténie. F. — Fig. 8: Pachyténie F. — Fig. 9: Id. H. — Fig. 10 et 11: Postpachyténie. F. Fixé Flemming. Gross. = 2450.

claire, sur du carton de bonne qualité, les contours de toutes les coupes d'un cyste présumé cytaire (α) et d'un autre cyste montrant des noyaux pachytènes (β). Les sections ont été découpées, puis

pesées. Le rapport des deux poids est évidemment égal au rapport des deux volumes. D'autre part, j'ai déterminé le volume d'une cellule de chaque ampoule, en mesurant le diamètre moyen du noyau, et l'écartement moyen de deux cellules voisines; la moitié du diamètre moyen augmenté de la moitié de l'écartement moyen représente le rayon cellulaire moyen. Le rapport des cubes de ce rayon moyen étant égal au rapport des volumes réels des deux types de cellules, nous avons donc:

$$\frac{\text{Poids } (\Sigma \text{ surfaces})\ \alpha}{(\text{rayon cellulaire})^3\ \alpha} \overset{?}{=} \frac{\text{Poids } (\Sigma \text{ surfaces})\ \beta}{(\text{rayon cellulaire})^3\ \beta}$$

si les éléments discutés représentent bien des cytes. Voici le résultat de l'un de ces calculs: pour le cyte à prochromosomes, le poids total des sections est de 4 g.; le rayon cellulaire moyen est de 8. Une ampoule pachytène livre les valeurs correspondantes 18,6 et 14. Nous avons:

$$\frac{4}{(8)^3} \overset{?}{=} \frac{18{,}6}{(14)^3} \text{ soit } \frac{109.760}{95.232}$$

c'est-à-dire le rapport 1/1, vérifié avec une approximation remarquable. J'attache une grande importance à cette question, car, comme nous le verrons en étudiant l'ovogénèse où les processus suivent un cours parallèle, les difficultés d'interprétation sont dues à la ressemblance très marquée entre gonies et cytes.

Le passage des noyaux spermatocytaires à prochromosomes massifs aux noyaux leptotènes n'a pas été observé. C'est chez la femelle que nous ferons connaissance avec ces figures de transition dont l'intérêt, du point de vue chromosomo-structural, est considérable. Si nous revenons au mâle, nous trouvons aux noyaux leptotènes les caractéristiques suivantes: le diamètre n'a guère varié (fig. 5 et 6); le nucléole et l'hétérochromosome, toujours séparés, se laissent facilement mettre en évidence par l'hématoxyline ferrique. Des cordons chromatiques très fins parcourent le noyau en tous sens. Bientôt, les premiers indices de polarisation se manifestent et c'est la zygoténie (fig. 7). Le noyau, en expansion, mesure 11,5 μ; les anses chromatiques, fortement épaissies, révèlent leur dualité et exhibent une structure chromomérique très nette. Ces chromosomes, recourbés en U forment un bouquet centrotaxique. Il n'y a plus qu'un corpuscule basophile bien visible, le chromosome

X étant probablement associé au nucléole pour former un complexe situé au voisinage du pôle d'attraction. Nous passons à la pachyténie (fig. 8 et 9, p. 14); dans le noyau qui atteint maintenant 13 μ de diamètre, la polarisation s'efface. Les préparations fortement différenciées (fig. 9) laissent reconnaître l'association nucléolo-hétérochromosomique, parfois visible aussi après le Feulgen. Les chromosomes épais sont formés chacun de deux constituants parallèles, ce qui est surtout manifeste à leurs extrémités souvent imparfaitement unies. D'autre part, les chromosomes pachytènes ont une organisation chromomérique très marquée. Ces chromosomes, gris dans les coupes très différenciées, conservent pourtant une zone médiane ou submédiane noire indiquant l'existence de segments hétérochromatiques placés probablement au voisinage ou de part et d'autre du centromère.

C'est à partir de ce stade que le comportement des cytes I devient singulier: les stades diplotène, strepsitène, diacinétique font défaut: ils sont remplacés par une évolution des bivalents dont voici les caractéristiques: la conjugaison longitudinale est rompue de telle sorte que, les centromères s'écartant au maximum, les deux chromosomes d'un bivalent demeurent unis seulement parl eurs extrémités distales; ainsi, ces extrémités distales unies se trouvant toutes dans un plan approximativement méridien, les deux groupes symétriques de centromères sont refoulés loin de ce plan, aux deux pôles nucléaires qu'il détermine (fig. 10 et 11, p. 14 ph. 3, p. 12). Nous venons de rencontrer pour la première fois un phénomène caractérisant tous les types de mitoses chez *Pycnoscelus*, et que j'appellerai l'anticipation: lors de la prophase, les centromères et les chromosomes ont un comportement anaphasique! Notons encore que chaque chromosome élémentaire est distinctement fissuré. Ce stade réalise une véritable caryocinèse sous membrane nucléaire.

D i v i s i o n s d e m a t u r a t i o n : En raison de ce qui précède, les tétrades sont, dès apparition du fuseau, étirées en longueur (fig. 13); ce n'est que très exceptionnellement que leur numération est facile, c'est-à-dire qu'elles se présentent à l'observateur sans aucune obliquité (fig. 12 et ph. 4, p. 12). Dans ce cas favorable il est aisé de compter 19 éléments, soit 18 tétrades allongées dans le sens du fuseau et le chromosome **X**, en forme de **V**, disposé dans le plan équatorial. Ces observations, confirmées par celles qui ont trait à

la deuxième cinèse, nous indiquent que le mâle a 37 chromosomes et que sa formule sexuelle est **X-O**.

Fig. 12-15.
Spermatogénèse de *Pycnoscelus surinamensis*.
Fig. 12: Métaphase I en vue polaire. Feulgen. — Fig. 13: Id. profil. F. — Fig. 14: Métaphase II en vue polaire avec l'**X**. Heidenhain. — Fig. 15: Id. sans **X**. F.
Fixé Flemming. Gross. = 4150.

Conformément à ces prévisions, les secondes cinèses montrent, soit 18, soit 19 éléments (fig. 14, 15 et ph. 5, 6, p. 12). L'**X**, très massif, est maintenant fissuré et se divisera équationnellement. Les dyades

autosomales ont leur grand axe dans le plan équatorial, et non plus, comme à la première cinèse, perpendiculaire à ce plan. Parmi ces dyades, abstraction faite de l'**X** en **V**, il en est cinq qui ont un attachement médian. Nous pouvons ainsi admettre que, dans les cinèses diploïdes, le mâle a 11 **V** et la femelle 12.

C. Comparaison avec les Blattes bisexuées et les autres Orthoptères.

Contrairement à celle des *Saltatoria*, la spermatogénèse des Blattes n'a été que peu étudiée et seulement par des auteurs déjà anciens; un de mes élèves s'occupe actuellement à combler cette lacune. La confrontation de mes observations avec celles d'autres cytologistes portera sur les deux points suivants: 1) l'existence de prochromosomes massifs préleptotènes; 2) la période post-pachytène substituée chez *Pycnoscelus* aux stades diplo-strepsi-diacinétiques.

1) Wassilieff (1907) a vu et dessiné, chez *Blatta germanica*, les gros prochromosomes préleptotènes qu'il qualifie de « tetradähnlich ». Par contre, Farmer et Moore (1904), Moore et Robinson (1904), Morse (1909), Hogben (1920) ne signalent pas ce stade, leurs observations portant surtout sur *Periplaneta*. J'ai déjà signalé que, dans l'ovogénèse, il y a un parallélisme remarquable entre la prophase goniale et les débuts de l'évolution cytaire et qu'il est très difficile de distinguer les jeunes ovocytes I des ovogonies appartenant aux générations ultimes. Je n'ai pas eu la possibilité d'étudier la période de multiplication spermatogénétique de *Pycnoscelus*, mais il semble probable que le même parallélisme s'y retrouve. Nous sommes donc en présence de deux possibilités: *a*) ou bien les cytes à prochromosomes ne se rencontrent que chez certaines espèces; *b*) ou bien ces cytes ont été confondus avec des spermatogonies II.

.2. Farmer et Moore (1904) donnent des figures de métaphase I observées chez *Periplaneta*; les bivalents sont courts, en anneau, ce qui laisse présumer une diacinèse normale. Moore et Robinson (1904), analysant le même matériel, retrouvent le même comportement. Dans son travail sur *Blatta germanica*, Wassilieff (1907) décrit une diacinèse avec tétrades très courtes en forme de diplo-

coques. Par contre, Morse (1909) dessine des stades postpachytènes de *Periplaneta* ressemblant beaucoup à ceux que je figure et où l'écartement des deux groupes de centromères est bien manifeste. A la métaphase I, les tétrades sont passablement allongées; cependant, la plus longue n'atteint que le $1/4$ de la longueur du fuseau alors que chez *Pycnoscelus* ce rapport est compris entre $2/5$ et $1/2$. Morse a encore étudié une seconde espèce, *Leucophaea maderae*, systématiquement toute proche de *Pycnoscelus*. Il est regrettable que, de ses observations très fragmentaires, une seule soit à retenir ici: le nombre diploïde, soit 23 chez le ♂, 24 chez la ♀.

Etendant notre enquête aux Orthoptères autres que les Blattes, une revue rapide montre que l'existence de prochromosomes préleptotènes est fréquente mais non constante: Favrelle (1934) décrit de telles formations chez les Phasmes *Phobaeticus sinetyi*, *Phyllium bioculatum*, *Greenia rotundato-lobatus*, mais ne les retrouve pas chez d'autres espèces. Parmi les *Saltatoria*, des prochromosomes cytaires ont été vus par Mohr (1914) chez *Locusta viridissima* et par Robertson (1908) chez *Syrbula*. Par contre, Buchner (1909) ne les signale pas chez *Oedipoda*, pas plus que Belar (1929) chez *Stenobothrus*. En somme, il semble que ce point ne soit pas spécialement en relation avec la parthénogénèse. Je crois qu'il en est autrement de l'anticipation centromérique dont nous discuterons la signification après avoir analysé les processus de l'ovogénèse.

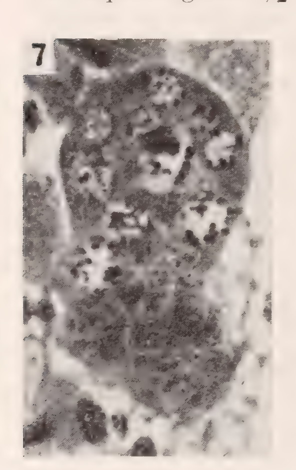
Chapitre II

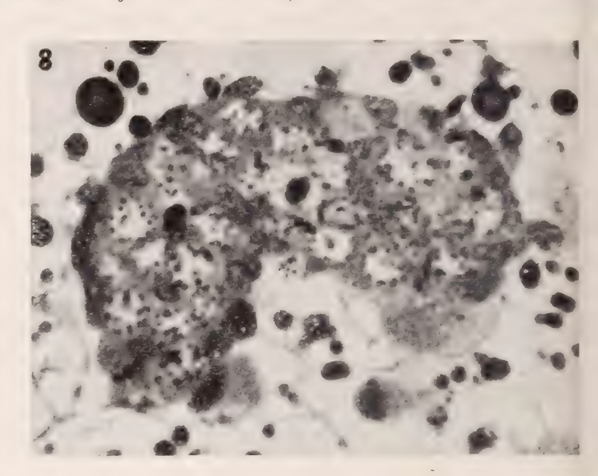
L'OVOGÉNÈSE JUSQU'A LA MATURATION

A. L'ovaire et ses symbiotes.

L'ovaire de *Pycnoscelus* adulte est un organe qui, comparé à celui de nos Blattes indigènes, frappe par son aspect massif. Chez l'imago fraîche éclose, il a une configuration presque sphérique (1,5 mm. de diamètre), mais sa taille augmente rapidement en même temps que s'accuse la forme en poire caractéristique; il atteint alors une longueur de 5 mm. D'après Saupe (1929) chaque ovaire est formé de 16 ovarioles panoïstiques débouchant dans un calice commun.

Chez l'embryon dans l'oothèque, prélevé peu de jours avant son éclosion, embryon qui mesure alors 4 mm. environ, les ovaires, en forme de haricot, sont longs de 0,1 à 0,15 mm. (ph. 7 et 8). A ce stade ils représentent pour le cytologiste un matériel précieux parce que, l'évolution cytaire n'ayant pas encore débuté, ils offrent à l'observateur un contenu purement ovogonial, ce qui, en raison des difficultés de sériation rencontrées dans l'ovaire plus avancé, facilite beaucoup l'analyse de la période de multiplication. Plus tard, chez des larves de 10 mm. (l'adulte en mesure 20), la gonade ne dépasse guère ½ mm.; toujours massive, elle renferme mainte-



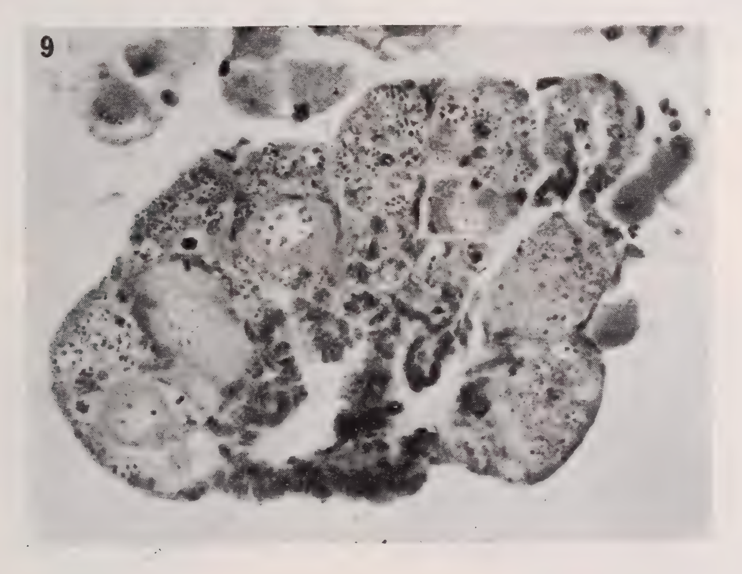


Ph. 7-8.
Ovogénèse de *Pycnoscelus surinamensis*.
Ph. 7: Ovaire d'une larve peu avant son éclosion. Fixé Carothers. Heidenhain.
Ph. 8: Id. Fixé Nawaschin. Heidenhain.
Gross. = 440.

nant des cytes à divers stades, jusqu'au début du grand accroissement, coexistant avec des ovogonies (ph. 9). Enfin, chez les larves âgées, on peut encore rencontrer des mitoses ovogoniales, mais c'est surtout à des cytes que l'on a affaire, l'évolution s'arrêtant au stade qui précède immédiatement l'apparition des gros sphérules vitellins lesquels ne feront leur apparition que le jour de la mue imaginale (ph. 18, p. 25). Pour mettre les filaments terminaux en évidence, des préparations obtenues par l'écrasement dans une goutte de carmin acétique donne des résultats bien supérieurs aux coupes (ph. 10, p. 22).

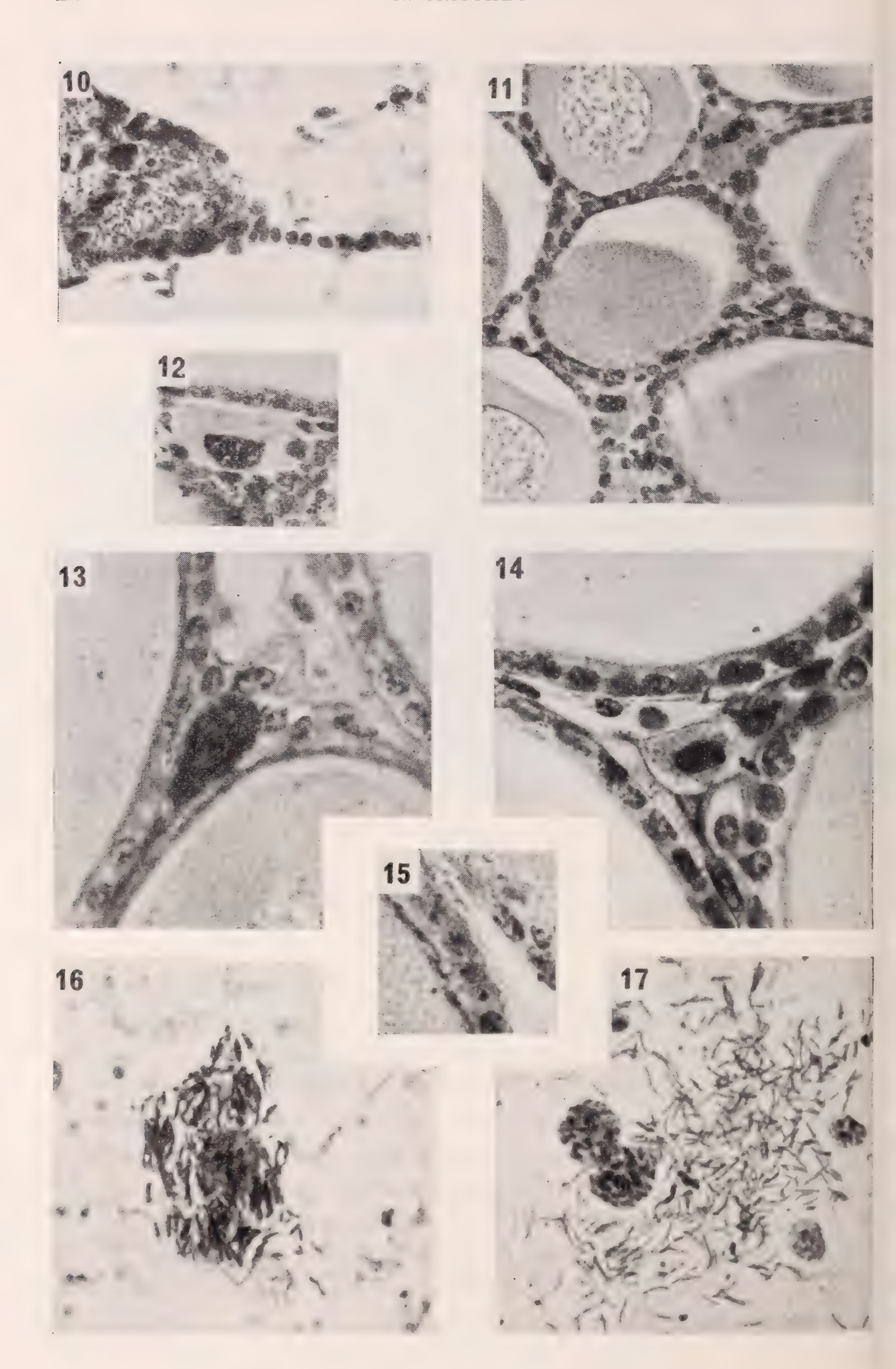
Je dirai encore quelques mots des symbiotes (*Blattabacterium*

sp.) abondants chez *Pycnoscelus*. Les bactériocytes sont de deux sortes: il existe, entre les ovarioles de grandes cellules isolées, sans relation avec le tissu adipeux (ph. 12, 13, 14, p. 22) et bourrées de symbiotes gram +. En comparant l'une avec l'autre les photographies 13 et 14, on verra qu'après coloration par le FEULGEN, ces batériocytes montrent un gros noyau ovoïde qui, masqué par les bactéries, devient invisible après coloration par la méthode de FLEMMING.



PH. 9.
Ovogénèse de *Pycnoscelus surinamensis*.
Ovaire d'une larve de 8 mm. Fixé et coloré Flemming.
Gross. = 200.

Outre ces bactériocytes ovariens, il en existe d'autres, placés en plein tissu adipeux; la photographie 11 (p. 22) démontre les deux sortes d'éléments dans un même champ visuel, alors que les photographies 16 et 17 ont enregistré l'aspect des cellules de la deuxième catégorie, sur coupe et sur frottis. Lors du grand accroissement, il est aisé d'observer les symbiotes qui traversent l'épithélium folliculaire et infestent l'ovocyte en formant, à la surface de celui-ci, une couche corticale régulière (ph. 15, p. 22). Il semble que les bactériocytes du tissu adipeux aient été seuls observés par FAVRE (1931), alors que GIER (1936) a fait des constatations semblables aux miennes.


10
11
12
13
14
15
16
17

B. PROPHASES OVOGONIALES ET SOMATIQUES.

Prophase ovogoniale : De toute l'ovogénèse, c'est la période la plus difficile à analyser. La variété des aspects nucléaires est considérable et j'aurais pu figurer aisément plus de vingt stades différents. Je ne puis donc assurer que la sériation proposée ici soit en tous points exacte, l'intercalation de certains stades, par exemple celui qui est représenté dans la figure 19 (p. 24), étant passablement arbitraire. D'autre part, il est évident que les éléments germinaux coexistent avec la lignée somatique des futures cellules folliculaires; alors que chez les *Saltatoria*, la distinction entre ces deux sortes de cellules est relativement facile (cf. par exemple, MATTHEY, 1941), je ne suis pas parvenu à découvrir, chez *Pycnoscelus*, de bons critères discriminatifs.

Les ovogonies secondaires (chez les embryons les plus jeunes que j'ai étudiés l'ovaire renferme un nombre déjà élevé de cellules) sont de petites cellules dont le noyau mesure environ 8 μ (fig. 16, p. 24) et présente un aspect diffus bien classique chez les Orthoptères. Il est difficile de préciser la nature des corps basophiles assez nombreux que ce noyau possède et dont l'un, au moins, doit correspondre au nucléole. Le stade suivant (fig. 17, p. 24) est tout à fait équivalent à celui que nous avons rencontré lors de notre étude de la prophase spermatogoniale : des prochromosomes massifs, à contour souvent irrégulier, sont disposés, en nombre apparemment diploïde, à la périphérie de la vésicule nucléaire. Il est probable, comme nous le verrons en décrivant des stades cytaires parallèles, que ces prochromosomes renferment, noyé dans une matrix particulière, le chromonema qui sera mis en liberté par disparition de cette gangue. Et nous arrivons alors à un stade où les chromosomes longs et grêles sont déjà distinctement fissurés (fig. 18, p. 24). Ces chromosomes

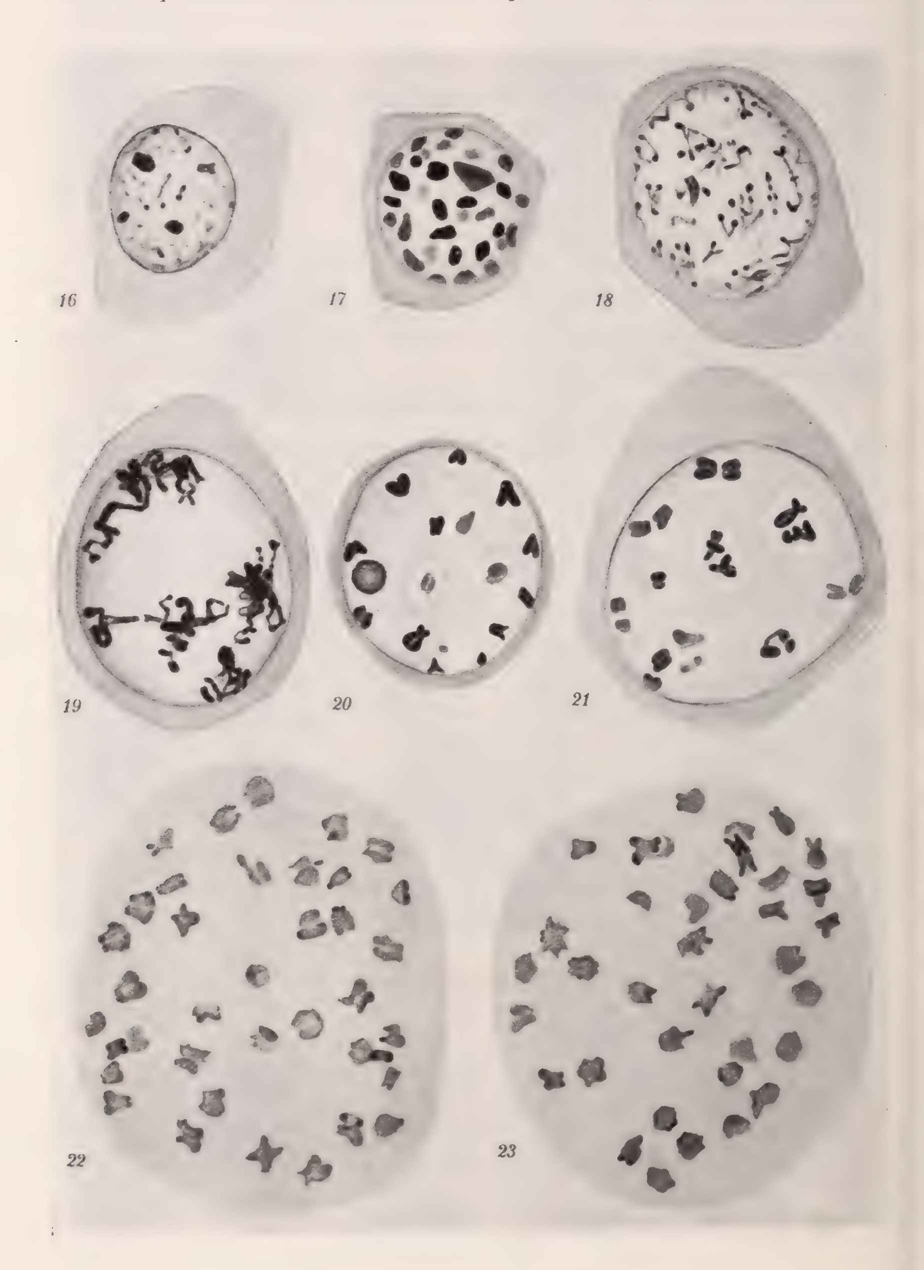
---

PH. 10-17.

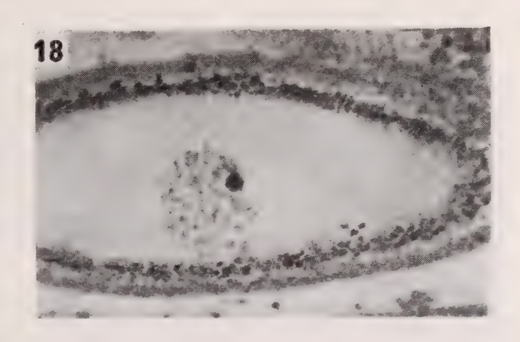
Ovaire et bactériocytes de *Pycnoscelus surinamensis.*

Ph. 10 : Filament terminal. Carmin acétique. — Ph. 11 : Bactériocytes entre les gaines ovariques. Feulgen. — Ph. 12 : Id. F. — Ph. 13 : Id. Les symbiotes gram-positif sont bien visibles. Flemming. — Ph. 14 : Id. Les symbiotes sont invisibles. Feulgen. — Ph. 15 : Symbiotes sous l'épithélium folliculaire. Fl. — Ph. 16 : Bactériocyte dans le corps adipeux. Les symbiotes, gram-positif, masquent le noyau. Fl. — Ph. 17 : Id. Frottis au Carmin acétique.
Fixé Flemming (à l'exception des ph. 10 et 17).
Gross. = 200 (ph. 10-12) et 440 (ph. 13-17).

manifestent souvent des affinités marquées entre homologues, et même, un peu plus tard, alors qu'ils se sont déjà raccourcis et se colorent plus intensément (nouvelle spiralisation) on les voit former



des groupes dont chacun réunit 6 à 8 éléments (fig. 19). De tels aspects sont surtout fréquents dans les ovaires de larves très jeunes: il est évidemment possible de les attribuer à un défaut de fixation: je ne le crois cependant pas et j'aurais plutôt tendance à voir dans ces stades rappelant superficiellement par leur morphologie les diacinèses des hétérozygotes de complexes, la première manifestation des tendances automictiques qui, à ce stade, s'imposent à notre attention. En effet, des noyaux du type de celui que montre la figure 21 sont très intéressants à considérer: nous voyons se détacher sur le fond clair de l'enchylème nucléaire un certain nombre de vésicules plus claires encore. Dans chacune de ces vésicules nous trouvons deux chromosomes et chacun de ces chromosomes est distinctement formé par deux chromatides unies par enroulement relationnel. Chaque vésicule claire correspond donc au territoire morphologique d'une paire de chromosomes dont les associés ne se touchent jamais: il y a, en somme, conjugaison à distance. Ce processus est d'autant plus curieux que, les chromosomes étant déjà divisés, leurs affinités devraient être, d'après les conceptions de Darlington, saturées; ces groupes de deux homologues évoquent dans une certaine mesure l'appariement somatique des Diptères. Les coupes ne permettant pas de numérations précises,



Ph. 18.

Ovogénèse de *Pycnoscelus surinamensis.*

Le dépôt des gros globules vitellins, gram-positif, au moment de la mue imaginale.

Fixé et coloré Flemming. Gross. = 120.

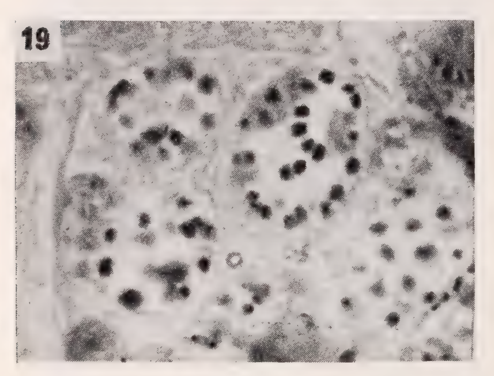
Fig. 16-23.

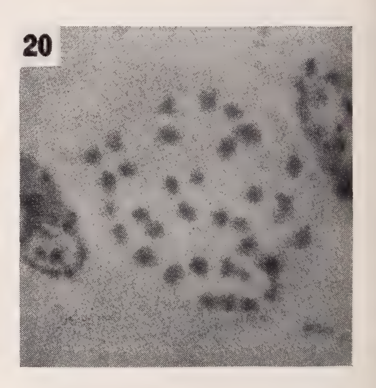
Ovogénèse de *Pycnoscelus surinamensis.*

Fig. 16: Ovogonie au repos. Heidenhain. — Fig. 17: Ovogonie avec prochromosomes. H. — Fig. 18: Prophase ovogoniale avec chromosomes déliés. Flemming. — Fig. 19: Prophase ovogoniale avec groupements automictiques (?). H. — Fig. 20: Prophase tardive. Fl. — Fig. 21: Id. Les homologues conjugués à distance sont clivés. Fl. — Fig. 22 et 23: Prophases ovogoniales en frottis. Carmin acétique.

Fixé Flemming (à l'exception des fig. 22 et 23). Gross. = 2450.

j'ai confectionné des préparations au carmin acétique qui montrent distinctement (ph. 20, fig. 22, 23, p. 24) d'une part le nombre diploïde (38) de chromosomes, d'autre part et malgré l'écrasement dû à la technique utilisée le groupement par paires de ces chromosomes. Ici encore, se manifeste, mais cette fois avec une clarté excluant tout artifice, une tendance automictique qui tend à grouper les éléments homologues. Plus tard cette association est rompue: le noyau qui, au stade précédent, avait atteint son diamètre maximum de 14 μ, se contracte quelque peu. Les chromosomes clivés apparaissent très courts, la spiralisation étant à son apogée (fig. 20). Les





Ph. 19-20.

Ovogénèse de *Pycnoscelus surinamensis*. Prophases ovogoniales.
Ph. 19: Appariement des homologues. Fixé et coloré Flemming.
Ph. 20: Dénombrement des chromosomes sur frottis au Carmin acétique.
Gross. = 1200.

chromatides contractées s'écartent encore (ph. 19) et, lors de la mise au fuseau, l'aspect des mitoses est franchement anaphasique. Par comparaison avec la spermatogénèse, nous invoquerons, ici encore, une « anticipation centromérique ». Ajoutons encore qu'à ce stade la présence d'un gros nucléole est aisée à constater.

En résumé, la prophase ovogoniale est caractérisée par les stades principaux que voici:

a) apparition de prochromosomes massifs;

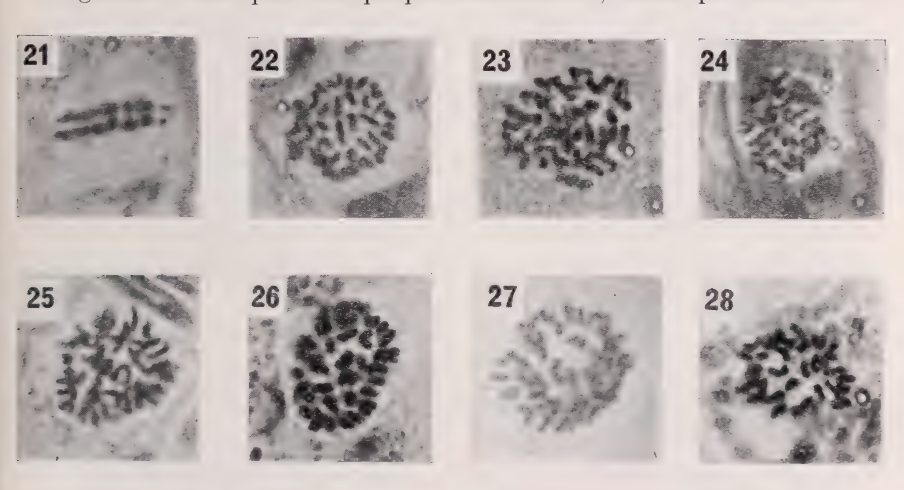
b) différenciation à partir de ces prochromosomes de chromosomes longs, précocement fissurés;

c) raccourcissement intense de ces chromosomes par spiralisation rapide;

d) conjugaison à distance des homologues, chaque paire étant réunie dans un territoire nucléaire vésiculeux;

e) rupture de cette association et séparation des chromatides qui ne demeurent unies que distalement.

Prophase somatique : Facile à suivre dans l'épithélium folliculaire, elle se déroule d'une façon normale, selon un schéma tout à fait classique. Ceci nous montre bien que la prophase ovogoniale n'est pas une prophase ordinaire, mais que son cours



Ph. 21-28.

Caryocinèses de *Pycnoscelus surinamensis* ♀.

Ph. 21: Métaphase ovogoniale en profil. Feulgen. — Ph. 22: Id. vue polaire. F. — Ph. 23: Prophase folliculaire. F. — Ph. 24: Prométaphase folliculaire. F. — Ph. 25: Id. Flemming. — Ph. 26: Métaphase folliculaire. Fl. — Ph. 27: Id. Frottis au Carmin acétique. — Ph. 28: Métaphase dans l'épithélium du calice. Fl.

Fixé Flemming (à l'exception de la ph. 27). Gross. = 1200.

est perturbé par les processus présynaptiques d'appariement que j'ai mis en évidence. Immédiatement avant la mise au fuseau, les cellules folliculaires montrent des chromosomes longs et flexueux (fig. 27, p. 29 et ph. 23) fissurés longitudinalement, et dont les chromatides manifestent un enroulement relationnel bien typique. Cependant, à partir de ce moment, la spiralisation métaphasique va s'établir avec une telle intensité que les plaques équatoriales somatiques ne différeront en rien des stades ovogoniaux correspondants.

C. Métaphases ovogoniales et somatiques; nombre et forme des chromosomes.

Métaphases ovogoniales : En profil (fig. 24, ph. 21, p. 27) le fuseau, à peu près aussi large que long, mesure 8,5 μ d'un centrosome à l'autre: les chromosomes, complètement divisés, sont distribués en deux plaques très régulières, les chromatides-sœurs restant encore en contact par leurs extrémités distales. Les plaques équatoriales, quoique très bien fixées (fig. 25, 26, ph. 22, p. 27), ne sont pas faciles à décompter. J'avais tout d'abord (Matthey, 1942) conclu à l'existence de 40 éléments, mais une analyse plus fouillée m'a démontré que le nombre 2N est de 38. Il est également difficile de préciser le type d'attachement: à première vue, on distingue un certain nombre de grands **V**, les autres chromosomes étant des bâtonnets à insertion probablement subterminale; mais le nombre des **V** semble varier d'une mitose à l'autre: ceci est dû à la séparation anaphasique anticipée qui fait que les deux chromatides d'un bâtonnet restent attachées distalement l'une à l'autre alors que les centromères sont déjà fortement écartés. Il est alors très délicat de décider si la zone d'union de ces deux chromatides ne correspond pas à l'apex d'un **V**, dont le chromosome fissuré mime complètement la morphologie. Réciproquement, il y a souvent superposition parfaite des deux éléments issus de la fissuration d'un véritable **V** — ces deux éléments étant maintenus en position par leurs extrémités distales unies —, ce qui est une nouvelle source d'erreurs. Il s'ensuit que le nombre de **V** dépistés dans les cinèses diploïdes doit être constamment supérieur à la réalité: en fait, je n'ai jamais trouvé moins de 12 **V** et admis, dans les cas extrêmes la possibilité d'une vingtaine d'éléments de ce type. L'étude des métaphases II chez le mâle a mis en évidence l'existence de cinq dyades atélomitiques, plus l'hétérochromosome. La formule correcte de la femelle est donc probablement: 2N = 38, soit 2 **X** en **V**, 10 autosomes en **V** et 26 chromosomes en bâtonnet à centromère subterminal. Parmi ces derniers les dimensions sont assez homogènes, les plus petits éléments de cette catégorie ayant encore une longueur supérieure à la moitié des plus grands.

Il est très regrettable que le décompte des **V** soit aussi malaisé chez notre Blatte: en effet, Morse (1909) ayant trouvé 24 chromosomes chez *Leucophaea maderae*, espèce très voisine de celle qui fait

l'objet de ce travail, il aurait été bien intéressant de connaître si la différence dans les nombres observés (24 et 38) est une indication de triploïdie chez *Pycnoscelus* parthénogénétique, ou si, au

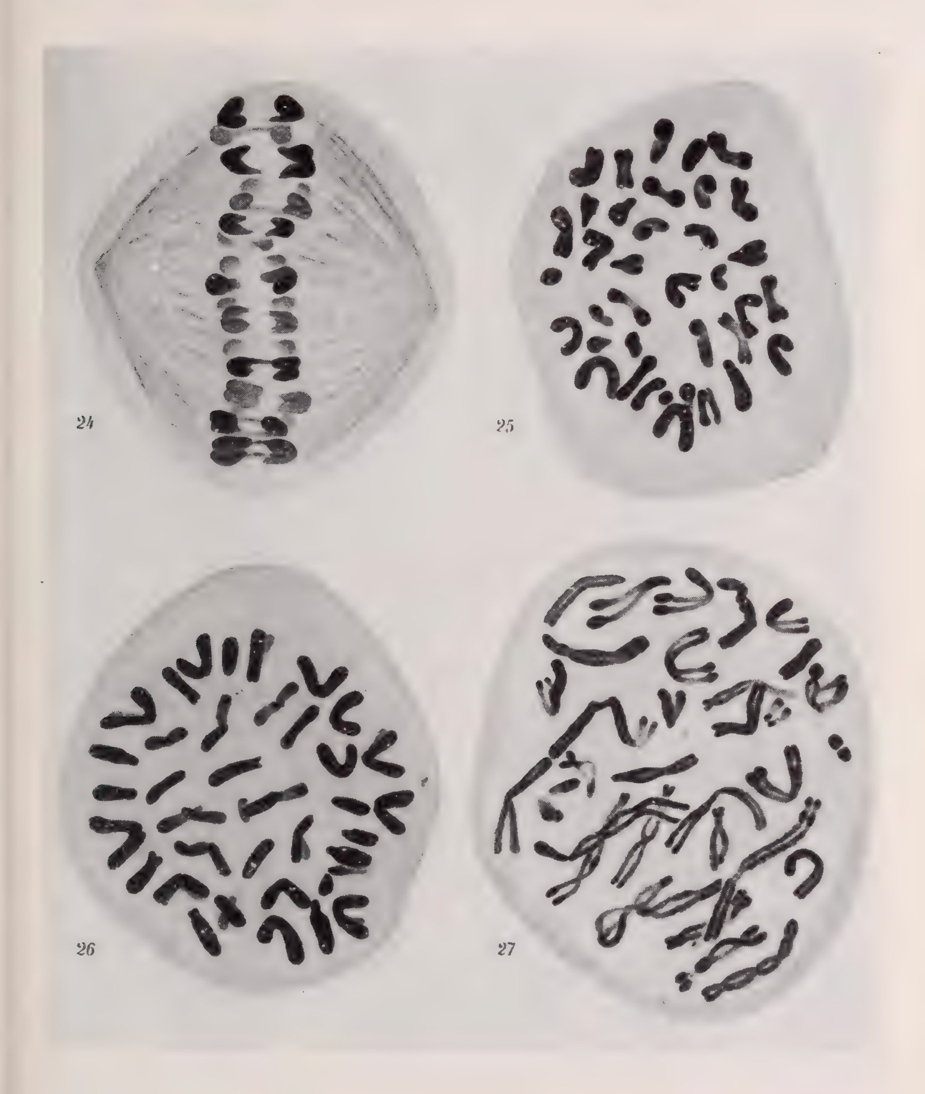


Fig. 24-27.

Mitoses ovogoniales et folliculaires de *Pycnoscelus surinamensis.*

Fig. 24: Métaphase ovogoniale. Profil. Feulgen. — Fig. 25: Id. Vue polaire. Flemming. — Fig. 26: Id. Feulgen. — Fig. 27: Prométaphase folliculaire. Fl. Fixé Flemming. Gross. = 4150.

contraire, il s'agit d'une variation de type robertsonien, auquel cas *Leucophaea* aurait 14 **V**. Les figures de Morse sont insuffisantes pour en décider, mais nous verrons par l'étude de la méiose qu'une triploïdie de l'espèce thélytoque est exclue, conclusion que nous pouvions d'ailleurs déjà tirer de l'analyse de la spermatogénèse.

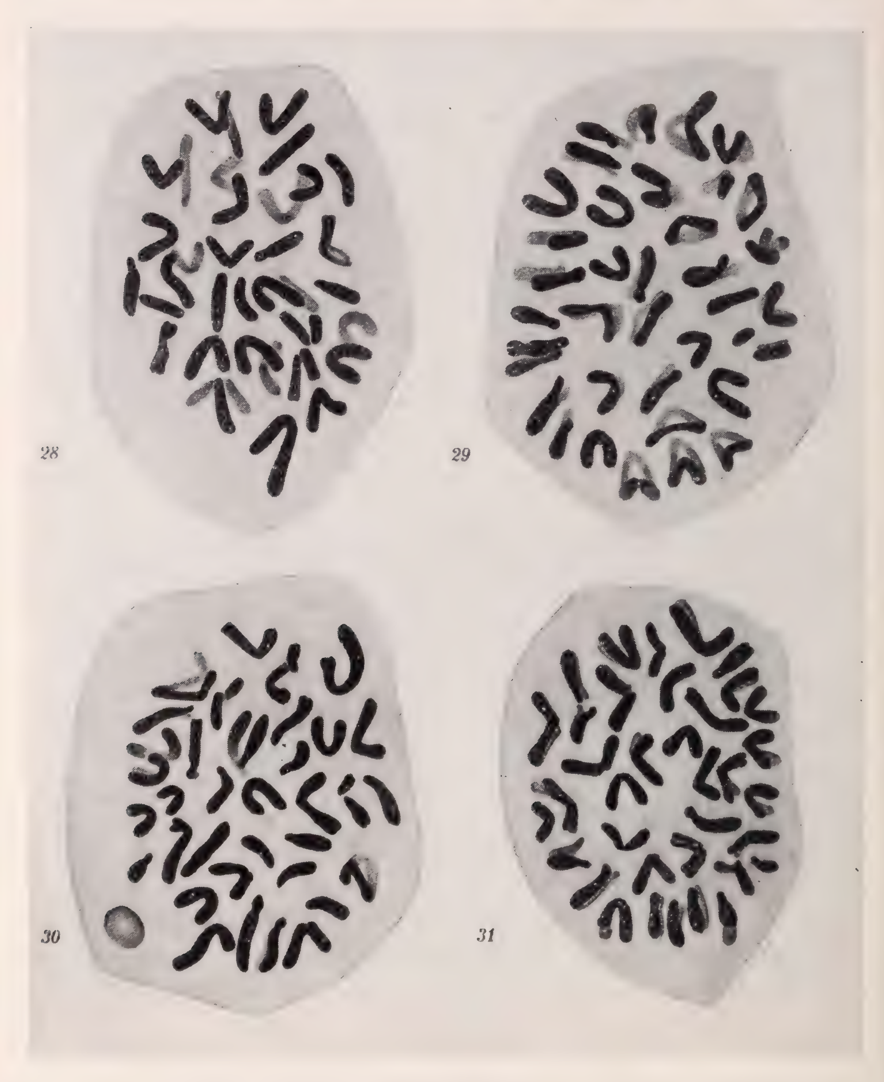


Fig. 28-31.
Mitoses folliculaires de *Pycnoscelus surinamensis*. Métaphases. Fixé et coloré Flemming. Gross. = 4150.

Cinèses somatiques: La figure 27, p. 29, représente une prométaphase qui, je l'ai déjà souligné, diffère beaucoup des stades prophasiques ovogoniaux. Dans ceux-ci, le raccourcissement des chromosomes est à son maximum à une époque où, dans celles-là la spiralisation métacinétique n'a pas commencé. Mais une fois la plaque équatoriale constituée, les mitoses folliculaires (fig. 28, 29, 30, 31, ph. 26, 27, p. 27) et celles du calice (ph. 28) rappellent parfaitement la morphologie des métaphases goniales. Le retard dans la spiralisation est donc très rapidement rattrapé. Les photographies 23, 24 et 25 (p. 27), se rapportent à des stades immédiatement prémétaphasiques.

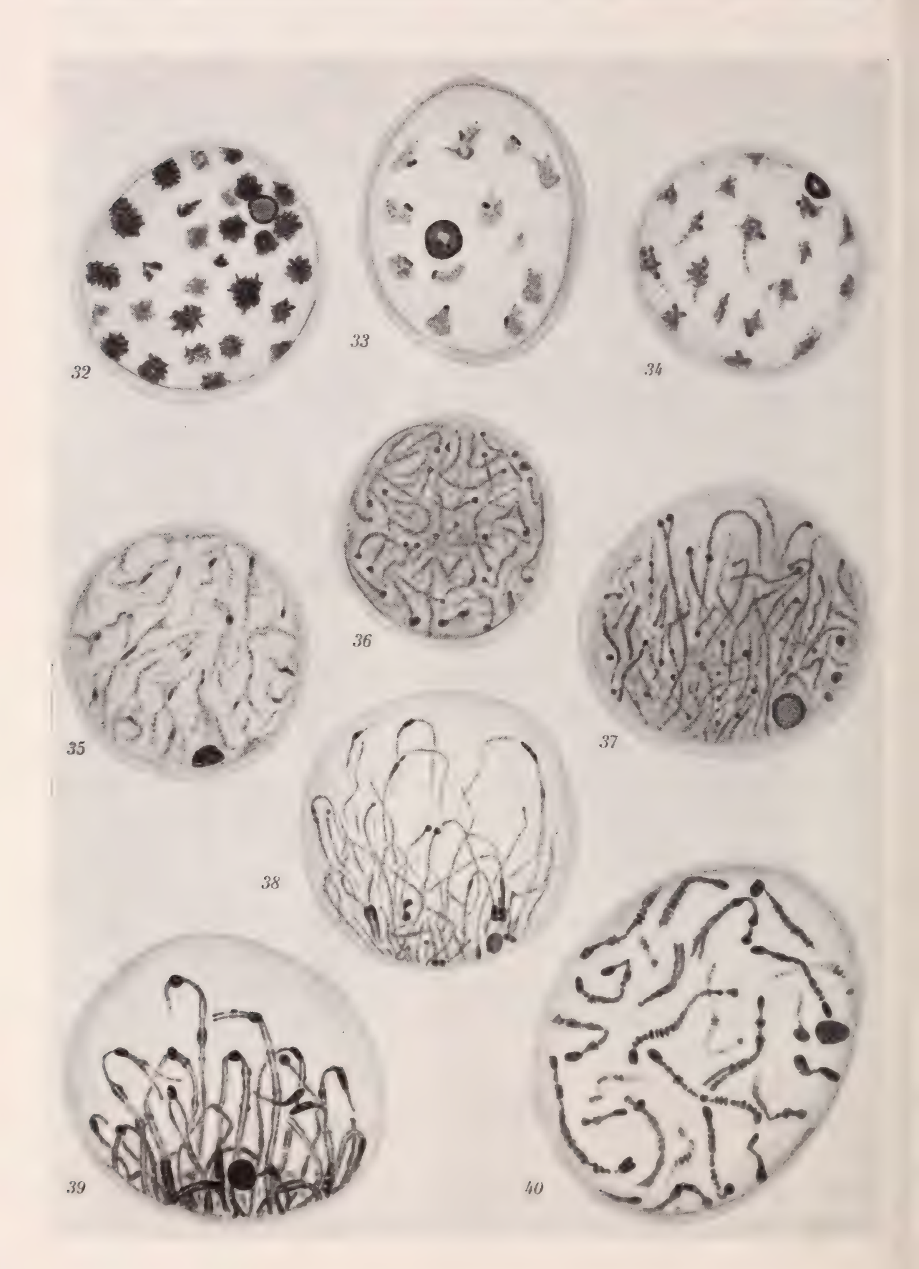
D. Le petit accroissement.

Celui-ci se déroule d'une façon très classique, les premiers stades seuls offrant d'intéressantes particularités cytologiques.

Dans les jeunes ovocytes, nous voyons réapparaître les prochromosomes massifs rencontrés déjà dans les ovogonies, les permatogonies et les spermatocytes I. A ce moment, le noyau mesure de 12 à 14 μ et présente un nucléole que nous retrouverons jusqu'à la fin de la maturation et sur la nature duquel je reviendrai en examinant le cycle des acides nucléiques.

Les prochromosomes, régulièrement espacés, tendent cependant à se grouper, d'une part à la périphérie du noyau, d'autre part au voisinage du nucléole (fig. 32, p. 32). Dans les cytes les plus jeunes, ces prochromosomes se colorent d'une manière très homogène, en pourpre par le Feulgen, en rouge violacé par la triple coloration de Flemming. Mais, un peu plus tard, on peut faire à leur sujet les observations suivantes: après traitement par la fuchsine sulfureuse, chaque prochromosome révèle une dualité structurale par l'apparition de granulations colorées en rouge (renfermant donc de l'acide thymonucléique) contrastant avec la masse à peine visible du prochromosome; de même, si nous avons utilisé le mélange safranine-violet de gentiane-orange **G**, nous constatons que sur un fond rouge (safranine) se détachent des granulations violettes (violet de gentiane), ce qui est bien net dans la figure 34, p. 32. Enfin, si la différenciation a été très poussée, il n'apparaît plus, dans chaque prochromosome, qu'un ou deux points violets qu'il faut considérer comme ayant la valeur d'un chromocentre renfermant possiblement le centromère (fig. 33, p. 32). Les préparations au Feulgen nous ayant

prouvé la nature thymonucléique des granulations fuchsino- ou violetophiles, l'interprétation de cette phase de l'évolution cytaire est évidente: il s'agit de la différenciation, à l'intérieur d'une matrix



massive, d'un chromonema d'abord invisible (cytes très jeunes) qui se révèle peu à peu. Les granulations seraient donc à considérer, soit comme les coupes optiques de la « vieille spirale », soit comme un dépôt sur le filament chromonémique d'une substance riche en acide thymonucléique auparavant dissoute dans la matrix du prochromosome. Cette seconde hypothèse me paraît la plus probable, tout d'abord parce que les prochromosomes des jeunes cytes se colorent uniformément par le FEULGEN, ensuite parce que la première suggestion impliquerait une spiralisation assez poussée des chromosomes leptotènes, ce qui est en contradiction avec l'allongement considérable que ces derniers manifestent et qui représente, pour tous les cytologistes, une condition *sine qua non* de la zygoténie. Quoi qu'il en soit, les chromosomes se libèrent de leur matrix, s'allongent, s'organisent en un stade préleptotène typique (fig. 35). L'interprétation que je viens d'esquisser ressemble en somme à celle de WILSON (1925) et rend compte de la transformation des prochromosomes épais en filaments grêles.

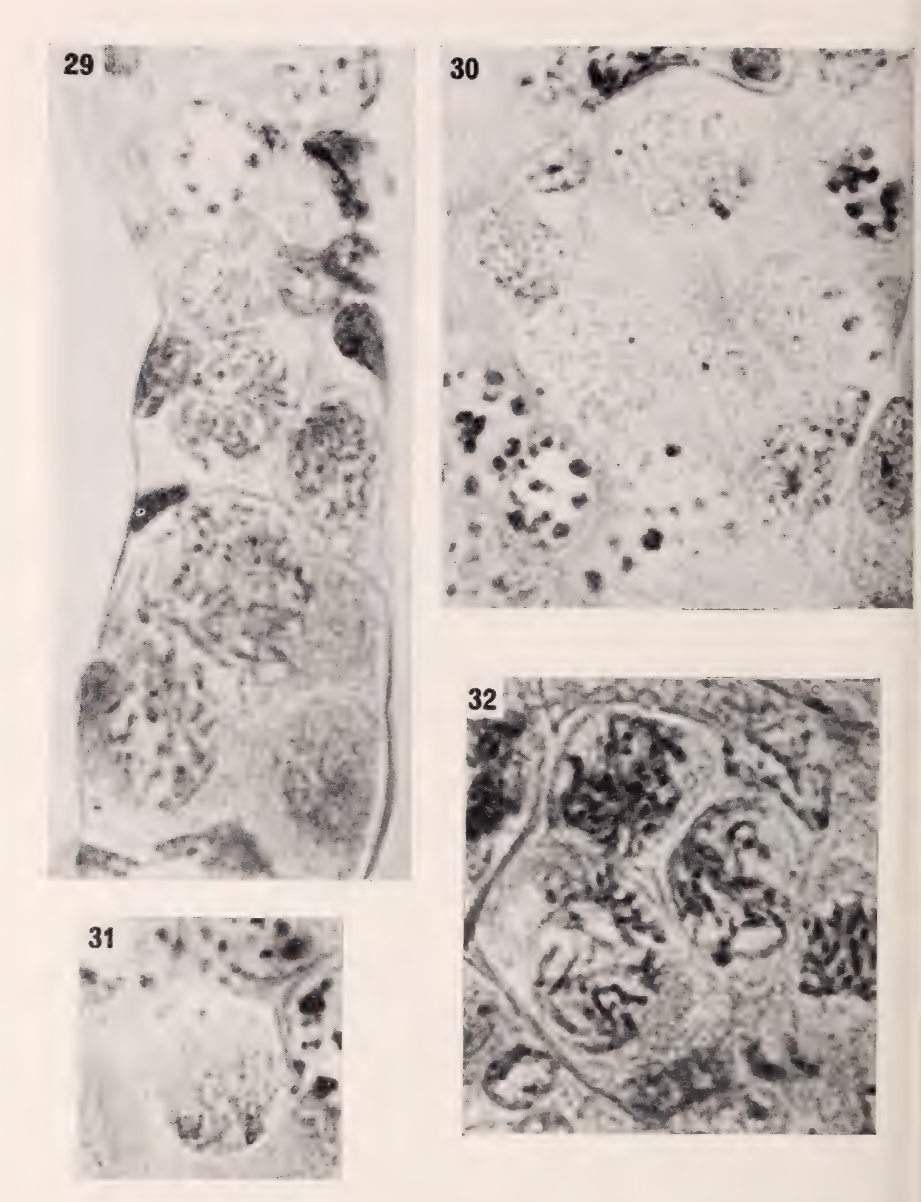
A partir de la leptoténie, et jusqu'à la fin de la pachyténie, la méiose suit son cours habituel. Au début de la leptoténie, les chromosomes ne sont pas encore polarisés (fig. 36, ph. 29, p. 34) mais, très minces, sont répartis d'une façon quelconque. Ce stade, assez bref, fait place à un beau « bouquet » (fig. 37, ph. 30, 31, 32, p. 34). L'accouplement des homologues a lieu, car, bientôt, la nature double de certains filaments ne fait plus de doute (fig. 38). On peut alors constater que le nucléole est toujours au voisinage du pôle centrotaxique et que le noyau, en expansion discrète, atteint 15 μ de diamètre. A la zygoténie déjà, mais plus nettement au stade du « bouquet amphitène » (fig. 39) de brefs segments hétérochromatiques, véritables chromocentres, sont visibles dans les filaments chromosomiques qui exhibent en outre une structure chromomérique patente et une dualité manifeste.

FIG. 32-40.

Ovogénèse de *Pycnoscelus surinamensis*.

Fig. 32: Ovocyte de 1[er] ordre avec prochromosomes partiellement groupés autour du nucléole. Flemming. — Fig. 33: Id. avec prochromosomes très différenciés. Fl. — Fig. 34: Prochromosomes granuleux. Fl. — Fig. 35: Préleptoténie. Fl. — Fig. 36: Leptoténie. Feulgen. — Fig. 37: Bouquet leptotène. F. — Fig. 38: Zygoténie. Fl. — Fig. 39: Amphiténie. Fl. — Fig. 40: Pachyténie. Fl.

Fixé Flemming. Gross. = 2450.



PH. 29-32.

Ovogénèse de *Pycnoscelus surinamensis*.

Ph. 29: Préleptoténie et leptoténie. Feulgen. — Ph. 30: Id. Flemming.
Ph. 31: Zygoténie. Fl. — Ph. 32: Amphiténie. Fl.
Fixé Flemming. Gross. = 1200.

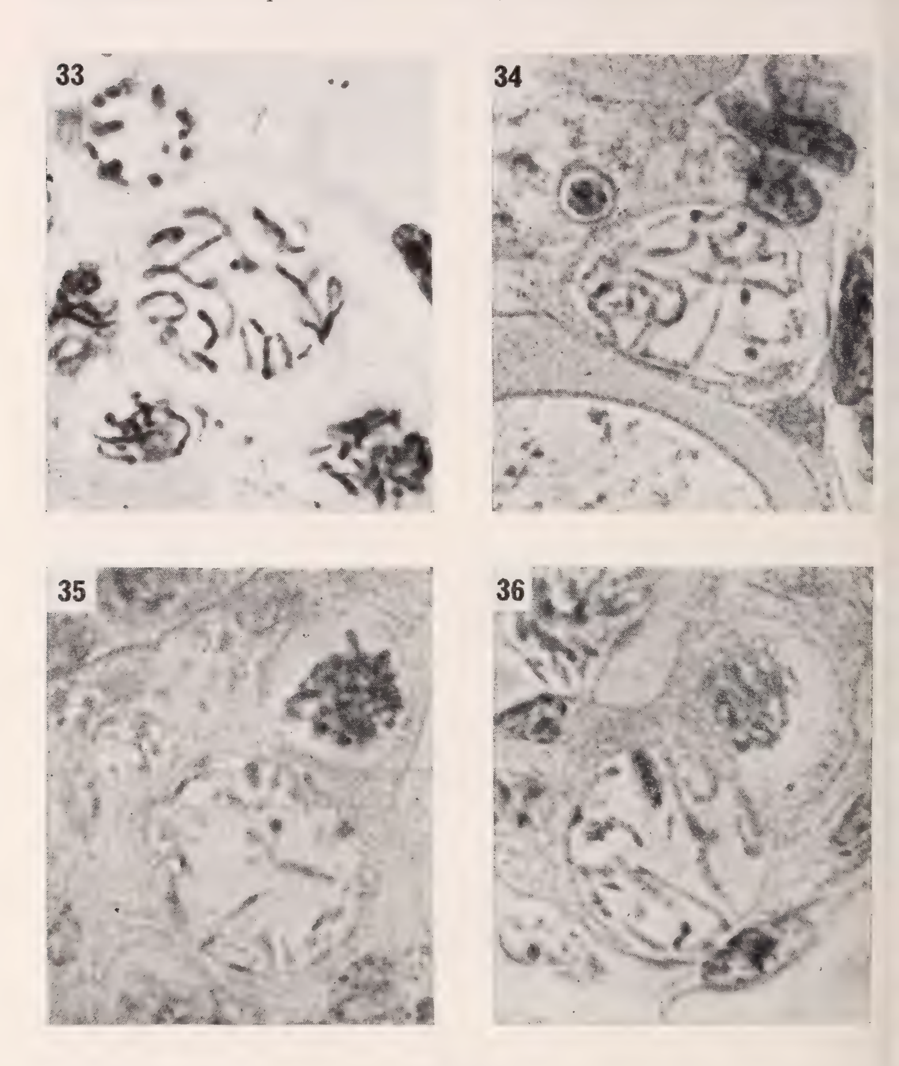
C'est alors la pachyténie : le noyau atteint 20 μ ; la polarisation s'est effacée; les chromosomes, sensiblement raccourcis, apparaissent formés par une succession de chromomères inégaux en épaisseur; l'appariement, très intime pour certains segments, est par contre relâché en d'autres secteurs, particulièrement au niveau des extrémités (fig. 40, p. 32, ph. 33, 34, p. 36).

Abordons maintenant l'étude des stades postpachytènes caractérisés par un évanouissement progressif, mais jamais total, des chromosomes. Chez *Pycnoscelus*, en effet, il n'y a pas de diploténie mais une sorte d'émiettement ou d'effilochement des bivalents pachytènes, processus dont le cours est d'ailleurs assez variable : la photographie 37, p. 40, montre la résolution des tétrades en une poussière de granulations alors que la figure 41, p. 38, offre un aspect d'interprétation plus aisée : la colorabilité des extrémités diminue en même temps que la surface des zones devenues ainsi chromophobes augmente. Les préparations au FEULGEN mettent en évidence, à partir de ce stade, une teinte rosée généralisée de tout l'enchylème nucléaire, ce qui laisse supposer une absorption de l'acide thymonucléique par celui-ci. Finalement ne se coloreront plus que des chromocentres dont chacun, si nous étudions des coupes traitées par la fuchsine sulfureuse, occupe distinctement le centre d'un territoire légèrement chromophile (fig. 42, p. 38, ph. 38, p. 40). Nous avons atteint la période du grand accroissement.

E. LE GRAND ACCROISSEMENT.

La permanence des chromocentres est évidente, que ceux-ci apparaissent « nus » (fig. 43, 44, p. 38, ph. 40, p. 41) ou qu'ils occupent au contraire le centre d'une plage faiblement colorée (par l'orange **G** après coloration par le FLEMMING) attestant l'existence d'un territoire chromosomique. La morphologie de ces chromocentres est souvent déconcertante : cependant, si je les considère comme tels, c'est en raison des deux faits suivants : *a*) ces formations prennent le FEULGEN ; *b*) sur des préparations obtenues par écrasement dans le carmin acétique, il est possible d'en établir le décompte qui aboutit au nombre diploïde (fig. 46, p. 42, ph. 41, p. 43). Cette dernière constatation est extraordinairement importante puisqu'elle nous prouve que l'appariement maintenu jusqu'à la pachyténie a maintenant disparu ; nous pouvons donc considérer que l'écartement

des homologues qui, chez les espèces bisexuées, ne se manifeste que discrètement entre les chiasmas consécutifs, donnant ainsi aux tétrades leur physionomie diplotène, aboutit, chez *Pycnoscelus*, à un divorce complet. Chez le mâle, c'est au fond exactement la



Ph. 33-36.

Ovogénèse de *Pycnoscelus surinamensis*.

Ph. 33: Pachyténie. Flemming. — Ph. 34: Id. Feulgen. — Ph. 35: Postpachyténie. Fl. — Ph. 36: Id. Chromocentres bien visibles. Fl. Fixé Flemming. Gross. = 1200.

même observation que nous avions faite et nous pouvons poser tout de suite l'alternative que je discuterai plus bas: la résolution des tétrades en univalents est-elle due à une répulsion centromérique anormalement puissante ? ou bien, au contraire, le comportement des kinétochores ne met-il en jeu que les forces habituelles qui peuvent manifester des effets d'une ampleur inhabituelle parce que non freinées par la présence des chiasmas ?

Les derniers stades étudiés avaient un noyau de 35 μ, environ. Dès lors, le grand accroissement continue, mais les coupes à la paraffine de 8 à 12 μ d'épaisseur ne livrent plus que des images par trop fragmentaires. La larve va se transformer en imago. Aussi allons-nous passer à l'analyse du matériel adulte inclus à la celloïdine, analyse qui sera celle des processus maturatifs. Auparavant, examinons encore les données d'ordre chimique que j'ai pu réunir sur le comportement des acides nucléiques au cours de la maturation.

F. Acides nucléiques et accroissement.

Acide thymonucléique : Nous avons constaté que, durant toute l'ovogénèse, il est possible de colorer par le Feulgen les chromosomes, ou tout au moins des segments de chromosomes considérés comme chromocentres. Cette observation est en parfait accord avec les données de J. Brachet (1940, 42) qui, chez de nombreux animaux, Invertébrés ou Vertébrés, note « une réaction de Feulgen nettement positive pendant toute l'ovogénèse ». Mais il est évident que cette constatation, purement qualitative, ne nous renseigne pas sur l'aspect quantitatif du phénomène.

Acide zymonucléique : Brachet (1942) a étudié par la méthode ribonucléase-vert de méthyle-pyronine, décrite au chapitre « Matériel et technique », la distribution de cet acide dans de nombreux tissus et organes de Vertébrés; de plus, il a opéré quelques sondages chez les Invertébrés: pour les Insectes, les documents qui nous intéressent sont relatifs à la spermatogénèse de *Stenobothrus*, à l'ovogénèse de la Drosophile et d'un Phasme. Avant traitement par la ribonucléase, les coupes coloriées par le mélange de Unna permettent à Brachet les observations suivantes: Testicule de *Stenobothrus:*

a) Au cours des divisions mitotiques et méiotiques, l'affinité du cytoplasme pour la pyronine, soit sa basophilie,

Fig. 41-44.

Ovogénèse de *Pycnoscelus surinamensis*.

Fig. 41: Postpachyténie. Flemming. — Fig. 42: Début du grand accroissement. Territoires chromosomiques visibles. Feulgen. — Fig. 43 et 44: Id. Seuls les chromocentres sont encore visibles. Fl.

Fixé Flemming. Gross. = 2450 (fig. 41-43) et 1590 (fig. 44).

qui est très forte dans la cellule au repos, diminue beaucoup;

b) Les noyaux des gonies et des cytes sont plus avides de vert de méthyle que de pyronine;

c) Les chromosomes en mitose sont *bleus*, ce qui signifie qu'ils fixent à la fois vert de méthyle et pyronine;

d) L'appareil achromatique prend, en général, la pyronine (exception: les fuseaux des deux divisions méiotiques).

Après traitement par la ribonucléase, la coloration par le mélange de Unna met en évidence:

a) La disparition de la basophilie cytoplasmique;

b) Pour les chromosomes, la perte de toute affinité pour la pyronine, ces chromosomes apparaissant alors verts.

De l'ovogénèse de la Drosophile et d'un Phasme, Brachet retient les points que voici:

a) La basophilie cytoplasmique diminue durant l'accroissement;

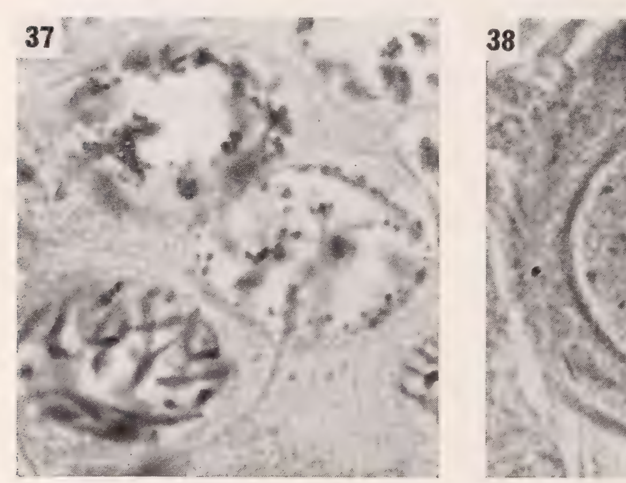
b) Elle diminue également dans les cellules folliculaires;

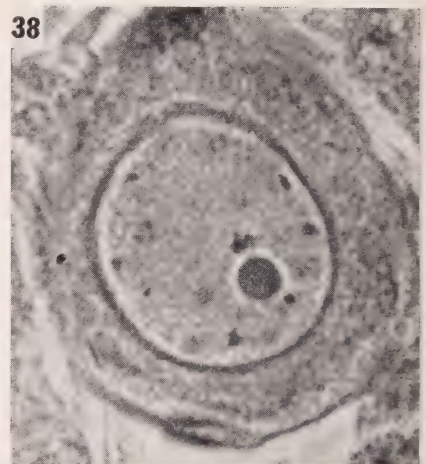
c) Dans les coupes qui n'ont pas été soumises à l'action du ferment, c'est à la mitose que les chromosomes sont le plus avides de pyronine.

Je suis complètement d'accord avec Brachet sur tous ces points. En outre, je désire souligner quelques observations personnelles qui me semblent intéressantes. Les prochromosomes goniaux ou cytaires sont nettement violacés si le mélange de Unna est appliqué sans être précédé par l'action fermentaire, alors que, si la ribonucléase a agi, ils se colorent en vert pur. Il y a donc un parallélisme frappant entre les colorations obtenues, d'une part avec le vert de méthyle-pyronine, d'autre part avec la safranine-violet de gentiane (méthode de Flemming). Le violet de gentiane, qui, nous l'avons vu, agit comme le Feulgen, semble être un colorant de l'acide thymonucléique alors que la safranine, comme la pyronine, mettrait en évidence les structures riches en acide zymonucléique. En effet, le résultat de la triple coloration de Flemming est décrit classiquement de la manière suivante (Romeis, 1932): chromatine au repos d'un bleu foncé; chromosomes mitotiques d'un

rouge foncé; nucléole d'un rouge clair. Or nous avons précisément vu que les chromosomes s'enrichissent en acide zymonucléique lors de la division; il serait historiquement intéressant de préciser si les notions surannées d'oxy- et de basichromatine ne reposaient sur une distinction intuitive très remarquable des deux types d'acides nucléiques.

Le troisième point de la description de Romeis m'amène à parler du nucléole: durant toute l'ovogénèse, celui-ci est, chez *Pycnoscelus*,





Ph. 37-38.

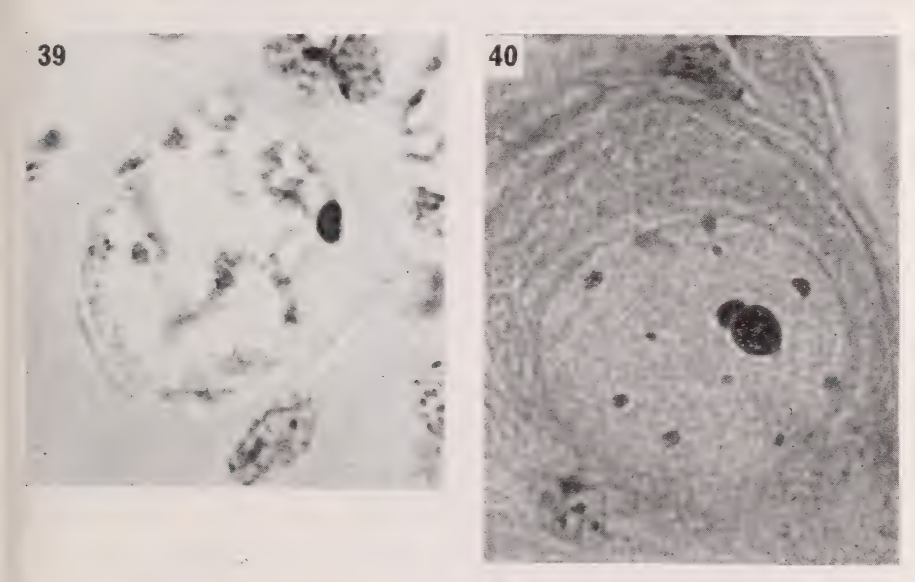
Ovogénèse de *Pycnoscelus surinamensis*.

Ph. 37: Pachyténie et postpachyténie. Flemming. — Ph. 38: Début du grand accroissement. Les chromocentres sont bien colorés. Feulgen. Fixé Flemming. Gross. = 1200.

admirablement distinct et ses variations de volume suivent, dans une certaine mesure, celles du noyau qui le renferme: à la pachyténie le diamètre du nucléole est le même que dans les cytes les plus jeunes et atteint 2 μ, pendant que le diamètre nucléaire a passé de 13 à 20 μ. Mais, dès le début du grand accroissement nous enregistrons un diamètre nucléolaire de 4 μ (noyau 25 μ). Enfin, dans l'ovocyte mûr, ellipsoïde de 4/1 mm, que nous pouvons ramener à une sphère ayant un diamètre de 2500 μ, le nucléole, en expansion, arrive à 15 μ.

Réactions vis-à-vis des colorants: après le Feulgen-vert lumière, le nucléole est d'un brun verdâtre à tous les stades; il ne

renferme donc pas d'acide thymonucléique. La triple coloration de Flemming le colore en rouge mais l'hématoxyline, rapidement extraite par la différenciation à l'alun de fer, le laisse à peine gris pour un degré d'extraction du colorant où les chromosomes sont encore d'un noir intense. Ainsi donc, faiblement basophile, le nucléole, après le mélange de Unna suivant un traitement de 60 minutes par la ribonucléase, révèle une très haute concentration



Ph. 39-40.
Ovogénèse de *Pycnoscelus surinamensis*.
Ph. 39: Début du grand accroissement. Territoires chromosomiques et chromocentres visibles. Flemming. — Ph. 40: Id. Seuls les chromocentres sont distincts. Fl.
Fixé Flemming. Gross. = 1200.

en acide zymonucléique par sa couleur d'un rose vif; après une action fermentaire aussi prolongée, il est alors le seul constituant cellulaire qui fixe encore la pyronine.

Et si nous examinons maintenant les rapports spatiaux de ce nucléole avec les chromosomes, notre attention sera attirée par le fait qu'à de nombreux stades il existe des relations topographiques étroites entre ces deux sortes de formations. C'est déjà le cas pour les gonies et pour les jeunes cytes à prochromosomes (fig. 32, p. 32); mais c'est surtout à partir de la pachyténie que ces relations deviennent

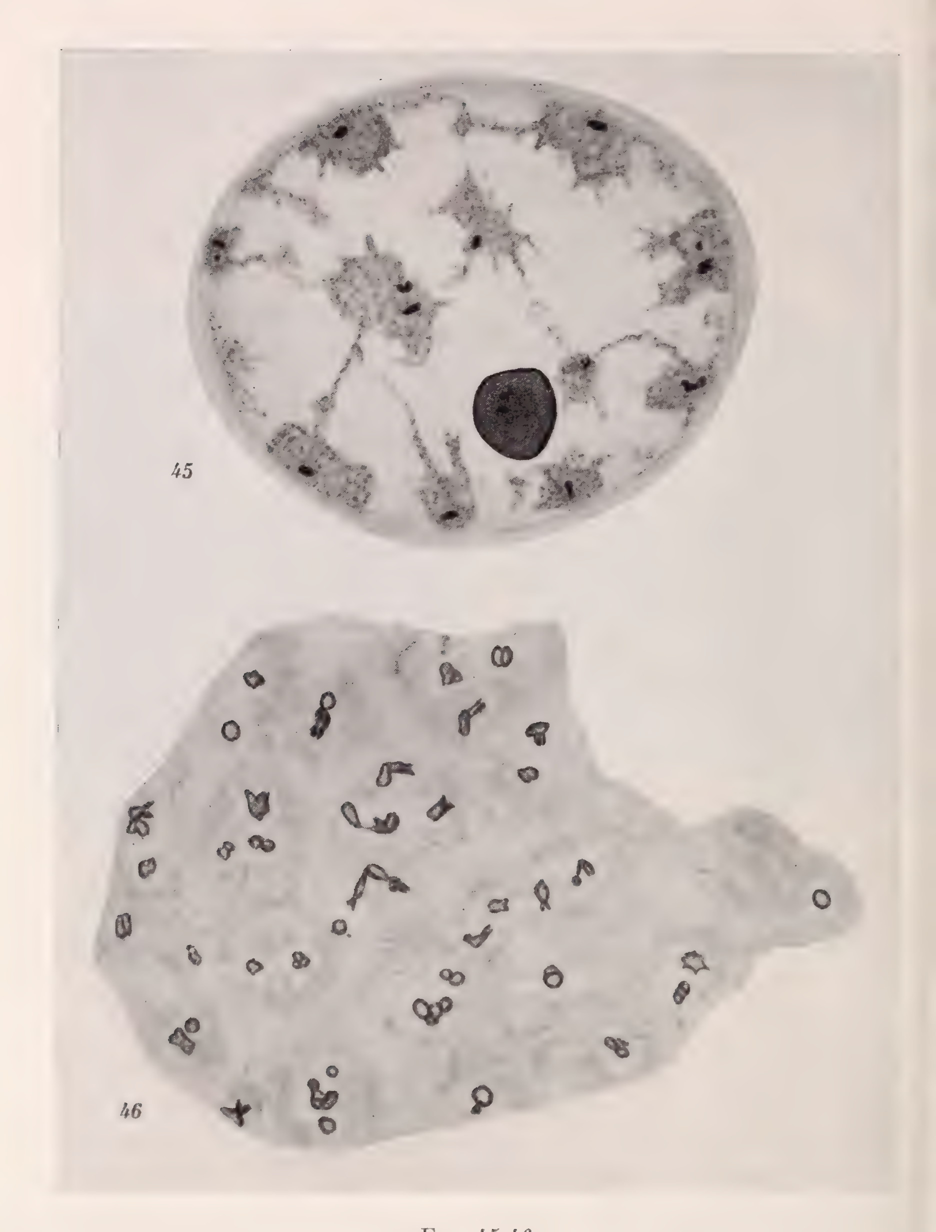
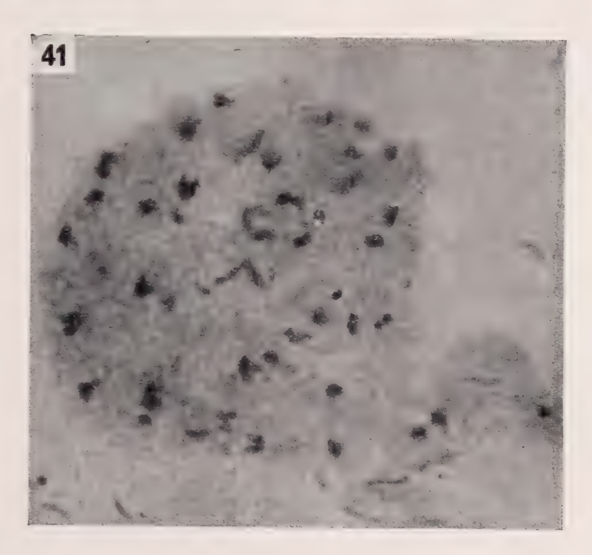


Fig. 45-46.

Ovogénèse de *Pycnoscelus surinamensis.*

Fig. 45: Grand accroissement: territoires chromosomiques et chromocentres. Fixé et coloré Flemming. Gross. = 1590. — Fig. 46: Grand accroissement: le frottis révèle 38 chromocentres. Fixé et coloré au Carmin acétique. Gross. = 1550.

évidentes (fig. 38, p. 32, fig. 41, 42, p. 38), pour prendre une ampleur très grande lors des processus prématuratifs. En effet, anticipant sur ce qui va suivre, nous voyons qu'au cours de cette période qui couvre les douze premiers jours de la vie imaginale, les chromosomes ne sont tout d'abord représentés que par des chromocentres régulièrement espacés dans le noyau (fig. 48, p. 50). En même temps que ce dernier se contracte, les chromosomes deviennent distincts (fig. 47, 49, 50, p. 50, fig. 51, p. 52); et, toujours plus colorables, toujours plus petits, ces chromosomes se groupent dans le voisinage immédiat du nucléole (fig. 52, 53, 54, p. 52) autour duquel ils forment souvent des groupes compacts (fig. 54/1). Enfin, à l'approche de la métaphase le nucléole se trouve compris dans le plan où viennent se ranger les chromosomes; déjà pâli, il disparaît lorsque la cinèse de maturation est constituée. Ajoutons encore qu'il n'est pas rare de voir, principalement au cours des phases postpachytènes, des chromocentres étroitement pressés contre le nucléole (fig. 41, 42, 43, 44, p. 38) qui, à son tour, montre une différenciation vacuolaire bien nette au niveau du point d'application de ces chromocentres (fig. 43).



Ph. 41.
Ovogénèse de *Pycnoscelus surinamensis*.
Préparation par écrasement montrant les chromosomes en nombre diploïde (38).
Carmin acétique. Gross. = 1200.

Tous ces faits nous amènent irrésistiblement à une conclusion que nous pouvons formuler dans les termes mêmes de Brachet (1940) parlant des nucléoles: « leur contact intime avec les chromosomes au moment où ils prennent naissance suggère l'existence de rapports étroits entre ces deux types de structure... » Effective-

ment, le cytologiste belge a développé une hypothèse intéressante précisant les rapports nucléoles-chromosomes, rapports indiscutés depuis les travaux de Heitz et de McClintock, mais auxquels Brachet, comme Caspersson et son école, donne une base chimique fondée sur l'interdépendance des deux principaux acides nucléiques. Nous pouvons brièvement esquisser cette conception: dans la cellule au repos, l'acide zymonucléique est localisé surtout dans le cytoplasme et le nucléole; à la prophase, il y a mobilisation de cet acide qui, à la métaphase, passe dans les chromosomes et les structures achromatiques. A la télophase, le cytoplasme se recharge en même temps que réapparaissent le ou les nucléoles. En somme, les deux types d'acides se transformeraient l'un dans l'autre et le nucléole représenterait une réserve d'acide zymonucléique à la disposition des chromosomes. Il est intéressant de voir combien il est facile, dans le cadre de cette hypothèse, d'interpréter les observations que j'ai faites sur *Pycnoscelus*. Je n'ai malheureusement pas réussi à appliquer la méthode de Unna aux gros ovocytes inclus dans la celloïdine, mais l'emploi du carmin à l'alun de chrome, colorant nucléaire très électif, permet d'observer clairement une vacuolisation et un pâlissement du nucléole, processus marchant de pair avec l'intensification de la coloration chromosomique.

Chapitre III

LES PROCESSUS DE LA MATURATION

A. Indications techniques et premiers résultats.

L'étude systématique des processus de la maturation exigeait tout d'abord la possession d'imagos d'âge connu. A cette fin, je réunis dans un bocal à demi rempli de terre riche en feuilles sèches un certain nombre de larves au dernier stade (stade IX de Roeser), larves reconnaissables à leur taille et surtout à l'absence des « styli ». Tous les jours, à la même heure, j'opère la révision de cet élevage, les imagos fraîches écloses étant immédiatement isolées dans des tubes de section carrée (5 cm. de côté) mesurant 9 cm. de hauteur; au fond de ces tubes un peu de terreau et un fragment de feuille

de chou assure le bien-être de la Blatte qui supporte fort bien ce confinement ; et chaque jour le couvercle, une plaque de verre, est enlevé pendant quelques minutes, ce qui assure l'aération.

La première série de documents ainsi recueillis est relative à des insectes fixés du 8e au 14e jour suivant la mue imaginale (tableau nº 1).

TABLEAU Nº 1.

1re SÉRIE :

Fixations d'imagos d'âge connu pour l'étude des processus de la maturation.
Température d'élevage : 18-24°. Fixé au Gilson. Celloïdine.

Age de l'imago	Mue imaginale	Fixée le	Nº	Ovaire (longueur des ovocytes)	Oothèque
8 jours	9/6/43	17/6/43	38	ovocytes de 2 mm	—
9 »	9/6	18/6	39	» » 2 »	—
10 »	11/6	21/6	40	» » 2 »	—
11 »	12/6	23/6	42	» » 2,5 »	—
11 »	16/6	27/6	47	» » 2,5 »	—
12 »	12/6	24/6	43	» » 3 »	—
12 »	14/6	26/6	45	» » 3 »	—
12 »	23/6	5/7	52	» » 3 »	—
13 »	14/6	27/6	48	—	+
13 »	20/6	3/7	51	—	+
13 »	27/6	10/7	56	—	+
14 »	18/6	2/7	49	—	+
14 »	19/6	3/7	50	—	+

N. B. Dans ce tableau et les suivants, le signe + appliqué à l'Oothèque veut dire que celle-ci est formée : dans le cas de l'ovaire, + indique la présence des gros ovocytes, — l'absence de ceux-ci.

Les Orthoptères, enfermés dans leur récipient individuel, avaient été placés sur un rayon, lui-même contenu dans la serre d'élevage où la température, à cette époque de l'année (juin) variait de 18 à 24° environ. Dans ces conditions j'observai que l'oothèque se formait au 13e jour, alors que ROESER élevant *Pycnoscelus* à 23/25° observe cette formation 6 à 8 jours après la mue imaginale. Je dois signaler ici que je donne l'âge de mes sujets en soustrayant la date de la métamorphose de la date de fixation, et que, par conséquent, l'âge réel est égal au chiffre trouvé augmenté de 1. D'autre part, la révision ayant lieu une fois par jour, une larve qui muera une heure après cette révision sera enregistrée le lendemain, au même titre que celle qui aura mué une heure avant la révision. Par con-

séquent, l'indication d'âge est correcte à 24 heures près. Il n'en reste pas moins que les insectes de Roeser, de même souche que les miens, forment une oothèque en 7 jours (8 d'après mon système d'évaluation) alors qu'il a fallu 13 jours à mes sujets. L'influence de la température (moyenne, 21° pour moi, 24° pour Roeser) est donc très grande, ce que montreront encore mes observations ultérieures. Je reviendrai plus tard sur ce point particulier. Pour l'instant, je signalerai que ma première série d'essais, au cours de laquelle je mis au point les méthodes histologiques décrites ci-dessus, ne pouvait guère me donner qu'une orientation générale: je pus établir avec certitude les conclusions suivantes:

a) tous les gros ovocytes d'un individu évoluent synchroniquement;

b) il subsiste toujours de petits ovocytes qui seront utilisés lors d'une deuxième formation oothécale;

c) un nombre variable de gros ovocytes ne sont pas incorporés à l'oothèque et dégénèrent alors en présentant une coloration grisâtre très caractéristique;

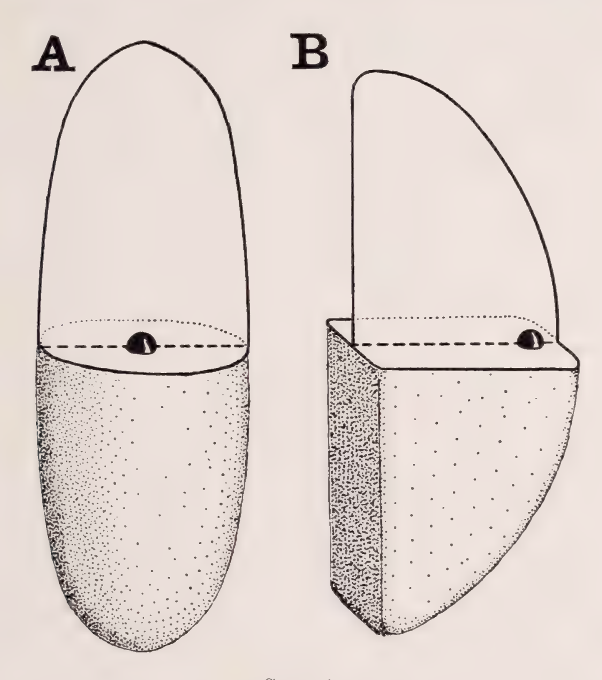
d) il se produit une division de maturation 24 heures avant la formation de l'oothèque;

e) les œufs de plus de 14 jours montrent distinctement deux globules polaires (!);

f) après avoir émis les polocytes, le noyau s'enfonce dans le vitellus.

Remarquons encore que si l'œuf ovarien a la forme d'un ellipsoïde régulier, l'œuf oothécal est déformé de telle sorte que sa section sagittale figure un quartier d'orange (sch. 1 et 2, p. 48). Le noyau qui, tant que l'ovocyte était contenu dans l'ovaire, occupait une position centrale, est venu se placer, tout près de la surface, au milieu de la face convexe (dorsale) répondant aux parois latéro-externes de l'oothèque; en d'autres termes, les œufs sont disposés dans l'oothèque de telle manière que les faces ventrales embryonnaires prospectives sont toutes tournées vers la cloison médiane de celle-ci; il en résulte que l'embryon est comprimé latéralement alors que, dès l'éclosion, il sera déprimé dorso-ventralement. Il n'est pas sans intérêt de rappeler que chez un Tettigonide, appar-

tenant au genre *Leptophyes*, CAPPE DE BAILLON (1939) a constaté que dans l'œuf de cette Sauterelle, œuf dont la forme est la même que chez *Pycnoscelus*, le noyau occupait la même position. Et les observations de SEIDLER (1939) sur des Coléoptères semblent également montrer que la position du noyau dépend de la forme de



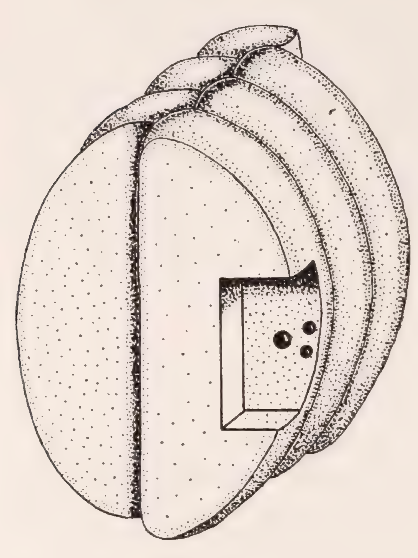
SCH. 1.

Forme de l'œuf ovarien (A) et de l'œuf oothécal (B). — A. L'œuf figure un ellipsoïde régulier renfermant le noyau en son centre. — B. L'œuf est déformé en « quartier d'orange »; la face ventrale est aplatie, la face dorsale convexe; c'est au milieu de cette face que le noyau a émigré et que se dérouleront les divisions de maturation.

l'ovocyte, ce que mes observations sur *Saga pedo* m'avaient déjà suggéré.

Ces premières constatations, particulièrement celle mentionnée en *e*), m'intriguèrent fortement puisque la diploïdie des gros noyaux post-pachytènes laissait prévoir une seule division de maturation. Aussi attendis-je avec impatience le moment où mon élevage reconstitué pourrait me livrer un nombre suffisant de grosses larves, ce qui me permettrait alors de procéder à une deuxième série

de formations. Le tableau n° 2 montre qu'il me fallut attendre le mois de septembre: à la température de 18 à 20° qui était alors celle de ma serre, la formation de l'oothèque exigea 16 jours. Et comme les métaphases de maturation apparues du 14e au 15e jour étaient insuffisantes pour autoriser un décompte certain des chromosomes, c'est essentiellement des documents relatifs aux stades prophasiques que cette seconde série m'a permis de recueillir. Le tableau n° 2 donne en outre le nombre d'ovocytes mûris pour chaque individu. Comme on le voit, la moyenne est de 19 et la fluctuation, peu étendue, va de 17 à 23. Le nombre d'ovarioles étant au total de 32, on comprend qu'une femelle puisse donner successivement deux oothèques.



Sch. 2.

Un fragment d'oothèque vu en perspective cavalière. Les œufs, disposés sur deux rangées alternes, s'opposent par leurs faces ventrales aplaties. C'est au milieu de la face dorsale convexe que l'on trouve les deux polocytes et le noyau de segmentation.

B. Prophase de la première division.

C'est au moment de la mue imaginale que la couche corticale de l'ovocyte commence à être envahie par de petits globules vitellins issus de l'épithélium folliculaire (cf. Matthey, 1941). Le noyau de 75 μ (fig. 47, p. 50) est arrondi, semble turgescent et la membrane nucléaire est bien visible, de même que le volumineux nucléole. Au sein du nucléoplasme granuleux on distingue, très faiblement basophiles, de volumineux chromosomes dont la structure chromomérique est en général perceptible.

Après quelques heures (fig. 48, p. 50) les grosses sphères vitellines, issues vraisemblablement de la confluence des petits globules du stade précédent, atteignent la zone nucléaire; à ce contact qui entraîne probablement une perturbation profonde des équilibres de

TABLEAU N° 2.

2e SÉRIE:

Fixations d'imagos d'âge connu pour l'étude des processus de la maturation.
Température d'élevage: 18-20°. Fixé au Petrunkewitsch. Celloïdine.

Age de l'imago	Mue imaginale	Fixée le	N°	Ovaire (nombre et longueur des ovocytes)	Oothèque
2 heures	27/9/43	27/9/43	57	ovaire de 1,5 mm	—
1 jour	26/9	27/9	58	» » 1,5 »	—
2 jours	25/9	27/9	59	» » 2 »	—
3 »	24/9	27/9	60	» » 2 »	—
4 »	26/9	30/9	61	» » 2 »	—
5 »	26/9	1/10	62	» » 3 »	—
6 »	27/9	3/10	63	» » 3 »	—
7 »	29/9	6/10	64	» » 3,5 »	—
8 »	11/10	19/10	65	23 ovocytes, 1,5 mm	—
9 »	8/10	17/10	66	21 » 1,8 »	—
10 »	15/10	25/10	68	17 » 2 »	—
11 »	16/10	27/10	69	17 » 2 »	—
11 »	16/10	27/10	691	22 » 2 »	—
12 »	16/10	28/10	70	19 » 2,5 »	—
12 »	17/10	29/10	701	18 » 2,5 »	—
13 »	18/10	31/10	72	17 » 3 »	—
13 »	19/10	1/11	73	22 » 3 »	—
14 »	20/10	3/11	74	23 » 3 »	—
14 »	22/10	5/11	75	12 » 3 »	—
15 »	22/10	6/11	76	18 » 3 »	—
16 »	23/10	8/11	77	—	+ avec 12 ovocytes

tensions superficielles nucléoplasme-cytoplasme le noyau se déprime; la membrane nucléaire semble disparaître en même temps que l'enchylème coule entre les sphérules deutoplasmiques: c'est le début de la transformation en noyau « amiboïde ». Les chromosomes peuvent alors être représentés soit par les chromocentres seulement, soit par de grands éléments pâles analogues à ceux que j'ai décrits ci-dessus.

36 heures plus tard (fig. 49, p. 50), le noyau, franchement amiboïde, a quitté sa situation centrale et passé à la face dorsale de l'ovocyte. Les contours nucléaires ne sont plus définis en raison de l'infiltration des « pseudopodes » entre les formations vitellines; il est cependant impossible d'affirmer que toute membrane nucléaire ait réellement disparu. Les chromosomes varient d'aspect d'un œuf à l'autre mais sont toujours reconnaissables, chromomériques,

faiblement basophiles et répartis dans l'aire nucléaire d'une manière quelconque; le nucléole se trouve au centre de cette même aire.

Les ovocytes des imagos de 2 jours (fig. 50) ne diffèrent de

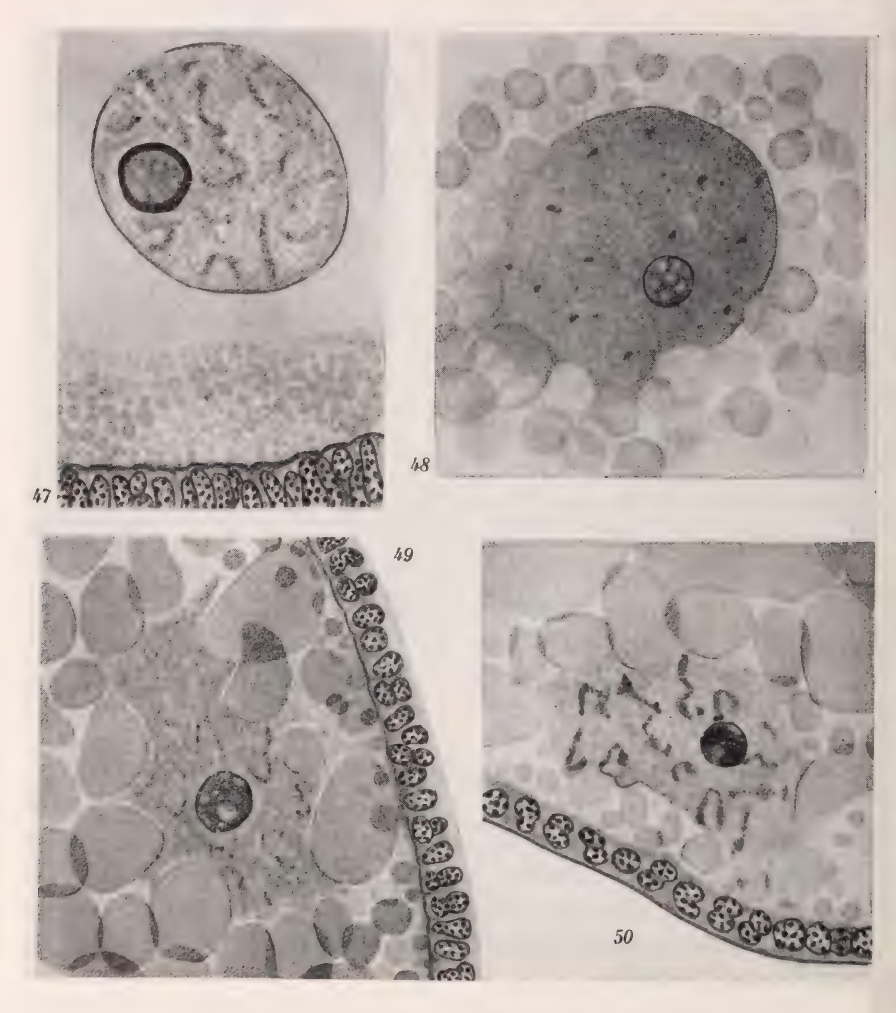


Fig. 47-50.

Ovogénèse de *Pycnoscelus surinamensis.*

Fig. 47: Ovocyte d'une imago fraîche-éclose. Les globules vitellins n'ont pas encore atteint le noyau qui, central et sphérique, laisse voir des chromosomes encore peu distincts. — Fig. 48: Id. Le noyau est maintenant dans la zone vitelline au contact de laquelle il se déforme. — Fig. 49: Imago de 36 heures. Déformation « amiboïde » du noyau périphérique. Les chromosomes sont visibles. — Fig. 50: Imago de 48 heures. Les chromosomes deviennent distincts. Fixé Petrunkewitsch. Coloré Carmin à l'alun de Cr. (celloïdine). Gross. = 415.

ceux du stade précédent que par l'aspect déjà beaucoup plus net des chromosomes, qui, toujours éparpillés et distinctement chromomériques, se montrent souvent fissurés longitudinalement. Le nucléole tend à se déplacer vers la périphérie du territoire nucléaire.

Dès le 4e jour, la structure chromomérique n'est plus reconnaissable à un faible grossissement: beaucoup plus courts, les éléments chromatiques sont aussi beaucoup plus colorables. Le noyau est mieux délimité, comme s'il avait rétracté ses prolongements intracytoplasmiques des stades précédents. Une certaine polarisation commence de se manifester, les chromosomes tendant à occuper l'aire située autour du nucléole qui lui-même est excentré.

Je n'ai pas voulu multiplier les figures: du 4e au 10e jour, nous voyons, par des transitions insensibles s'accuser les tendances aux premières manifestations desquelles nous venons d'assister. Le 10e jour (fig. 52, p. 52), presque tous les chromosomes sont groupés, avec le nucléole, à l'une des extrémités du noyau, ellipsoïde irrégulier de 100/50 μ. Ces chromosomes, très petits, sont fortement basophiles.

Le lendemain, soit au 11e jour, les éléments chromatiques sont si nets que des essais de numération deviennent possibles: la figure 53 p. 52,, complétée par l'examen des coupes suivantes et précédentes (fig. 53, *a*, *b*, *c*) révèle l'existence de 35 chromosomes au m o i n s ; je dis au moins, car j'ai toujours compté pour un seul deux éléments très voisins. La morphologie de ces chromosomes est intéressante: la plupart d'entre eux sont nettement fissurés, parfois même complètement divisés, et la répulsion des centromères-filles est souvent manifeste.

Nous approchons de la première division: au 12e jour, l'aspect général est le même (fig. 54, 54 *a*, p. 52. La numération aboutit à nouveau au chiffre approximativement diploïde de 32 (minimum !). La fixation étant satisfaisante, nous constatons encore, non seulement le clivage des éléments chromatiques, mais encore l'existence de chromosomes en anneau (fig. 54 *a*), à 3 et à 6 heures): ces formations qui, à première vue, pourraient en imposer pour des tétrades, doivent leur morphologie à ces deux facteurs que nous avons rencontrés plusieurs fois: la répulsion centromérique énergique freinée seulement par l'attraction distale. Certains éléments, subtélomitiques, permettent la même observation, par exemple celui qui est sis en dessus et à gauche du nucléole.

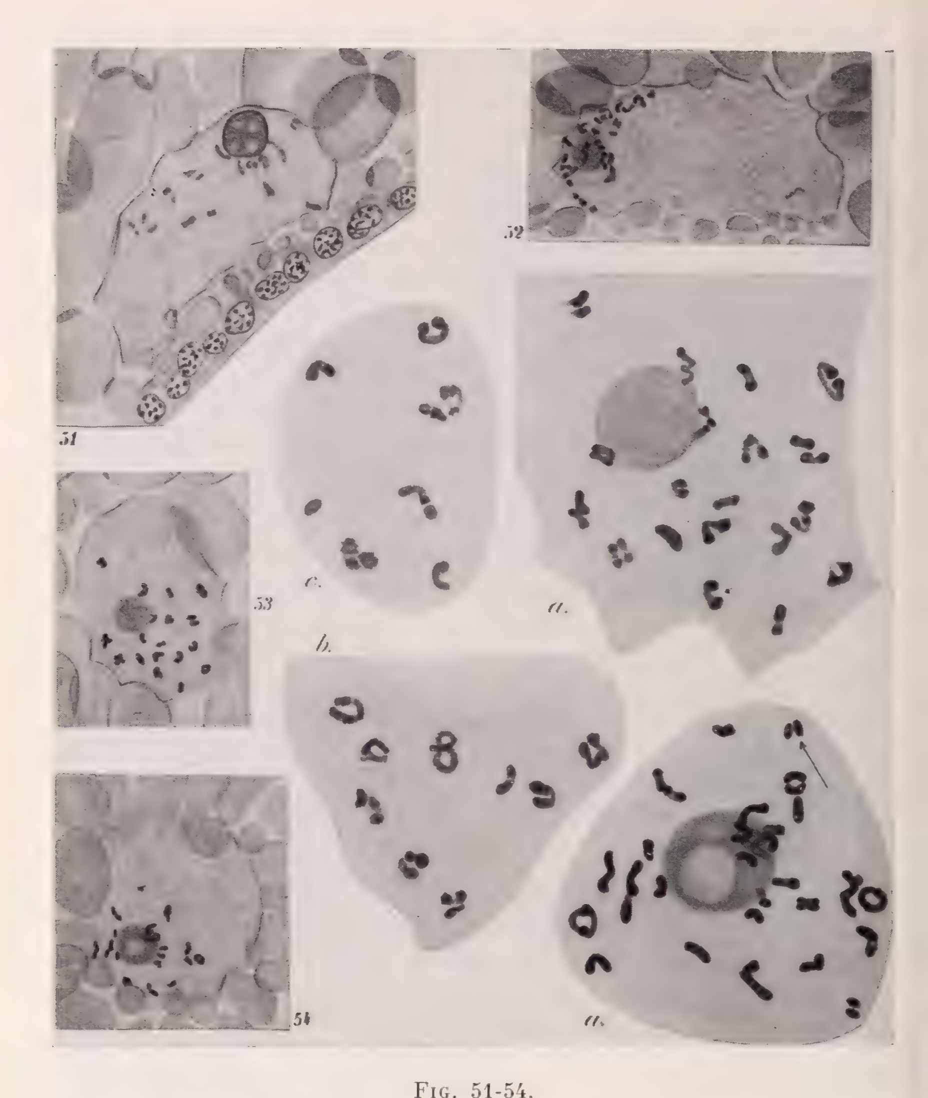


Fig. 51-54.

Ovogénèse de *Pycnoscelus surinamensis.*

Fig. 51: Imago de 4 jours. Les chromosomes se contractent et tendent à se grouper. — Fig. 52: Imago de 10 jours. Groupement chromosomique périnucléolaire. — Fig. 53: Imago de 11 jours. — Fig. 53, *a*, *b*, *c*. Dénombrement des chromosomes de la figure 53 et des deux coupes adjacentes: 35 éléments. — Fig. 54: Imago de 12 jours. — Fig. 54 *a*. Dénombrement des chromosomes de la figure 54. L'élément marqué d'une flèche se trouvait dans une coupe adjacente: 32 chromosomes.

Fixé Petrunkewitsch. Coloré Carmin à l'alun de Cr. (celloïdine). Gross. = 415 (fig. 51-54) et 1012 (fig. 53 *a*, *b*, *c*, 54 *a*).

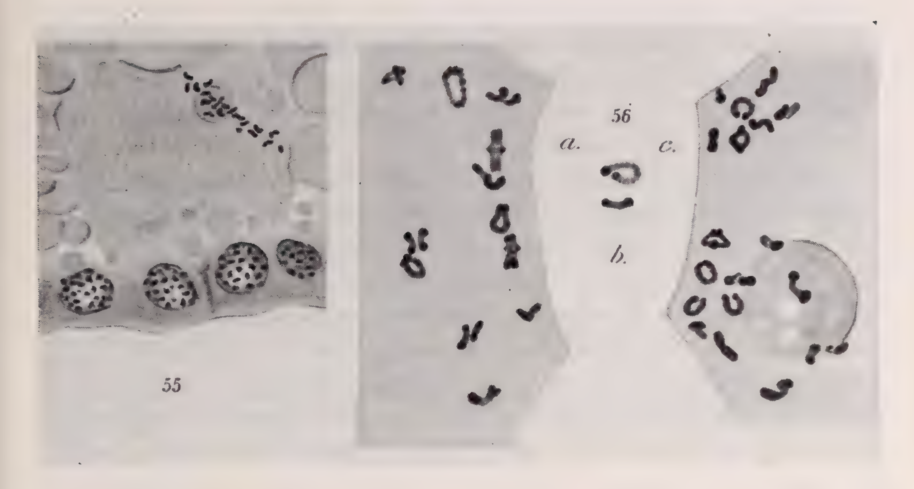


Fig. 55-56.

Ovogénèse de *Pycnoscelus surinamensis.*

Fig. 55: Imago de 12 jours. Constitution de la plaque équatoriale. — Fig. 56 *a*, *b*, *c*: Imago de 14 jours: 33 chromosomes répartis sur trois coupes consécutives. Fixé Petrunkewitsch. Coloré Carmin à l'alun de Cr. (celloïdine). Gross. = 415 (fig. 55) et 1012 (fig. 56).

Tableau N° 3.

3e série:

Fixations d'imagos d'âge connu pour l'étude des processus de la maturation.
Température d'élevage: 22°. Fixé au Petrunkewitsch. Celloïdine.

Age de l'imago	Mue imaginale	Fixée le	N°	Ovaire (nombre et longueur des ovocytes)	Oothèque
11 jours	10/3/44	21/3/44	82	21 ovocytes, 2,5 mm	—
12 »	14/3	26/3	83	24 » 2,5 »	—
12 »	23/3	4/4	84	20 » 2,5 »	—
13 »	2/3	15/3	79	24 » 3 »	—
13 »	4/4	17/4	85	16 » 3 »	—
13 »	4/4	17/4	86	20 » 3 »	—
13 »	8/3	21/3	81	—	+
14 »	7/3	21/3	80	—	+
14 »	30/4	14/5	87	—	+
15 »	29/4	14/5	88	—	+
16 »	28/4	14/5	89	—	+
17 »	27/4	14/5	90	—	+

Dans la figure 55, p. 53, figure qui se rapporte à une imago de 12 jours, il est intéressant de noter l'arrangement en une plaque, comprenant aussi le nucléole, de tous les chromosomes. Il n'est pas exclu qu'il s'agisse d'un ovocyte, fortuitement en avance, et dans lequel la métacinèse se constituerait.

Au 14[e] jour (fig. 56, p. 53) le décompte dans un œuf particulièrement bien fixé aboutit à 33 chromosomes (minimum !) répartis sur

Tableau N° 4.

4[e] série :

Fixations d'imagos d'âge connu pour l'étude des processus de la maturation.
Température d'élevage : 22-24°. Fixé au Petrunkewitsch. Paraffine.

Age de l'imago	Mue imaginale	Fixée le	N°	Ovaire	Oothèque	Etat cytologique
12 jours	21/5/44	2/6/44	93	+	—	Métaphase I
13 »	28/5	10/6	94	+	—	Métaphase I
13 »	14/5	27/5	92	—	+	Polocytes I, II
14 »	3/6	17/6	95	+	—	Métaphase I
14 »	3/6	17/6	96	+	—	Anaphase I
15 »	4/6	19/6	97	—	+	Segmentation
15 »	5/6	20/6	98	—	+	Segmentation
16 »	6/6	22/6	99	—	+	Segmentation

Tableau N° 5.

5[e] série :

Fixations d'imagos d'âge connu pour l'étude des processus de la maturation.
Température d'élevage : 24-28°. Fixé au Petrunkewitsch. Paraffine.

Age de l'imago	Mue imaginale	Fixée le	N°	Ovaire	Oothèque	Etat cytologique
9 jours	18/7/44	27/7/44	106	+	—	Métaphase I
9 »	20/7	29/7	107	+	—	Métaphase I
10 »	29/6	9/7	102	+	—	Métaphase I
10 »	22/7	1/8	108	+	—	Anaphase I
10 »	23/7	2/8	109	—	+	Prophase II
10 »	16/7	26/7	105	—	+	Métaphase II
10 »	1/7	11/7	103	—	+	Polocytes I, II
10 »	9/7	19/7	104	—	+	Polocytes I, II
11 »	27/6	8/7	101	—	+	Polocytes I, II
13 »	21/6	4/7	100	—	+	Segmentat. I, II

trois coupes. Les processus « répulsion centromérique-attraction distale » sont superbement distincts. Dans cette figure, comme dans la précédente, on remarquera que la structure chromomérique qui, à partir du 4e jour avait cessé d'être perceptible sous un objectif faible, est, à l'immersion, tout à fait patente.

Enfin, au 15e jour, l'examen montre des métaphases dont aucune ne se présentait dans des conditions d'observation très favorables. Aussi devenait-il nécessaire de procéder à une troisième série d'essais, pour laquelle, désireux de travailler avec une précision plus grande, j'installai mon stock de larves dans une couveuse électrique réglée à 22°. Le tableau no 3 se rapporte à cet élevage.

L'étude de la première cinèse put alors être entreprise et complétée encore grâce à de nouveaux élevages dont l'histoire est résumée dans les tableaux 4 et 5.

C. Suite de la première division.

Métaphase : La métaphase I représente, cas très fréquent, un stade d'équilibre dont la durée, à en juger d'après le grand nombre d'œufs où je l'ai observée, doit être longue. En voici les caractéristiques: lorsque la fixation est très bonne la plaque équatoriale est très grande (fig. 57, p. 56, fig. 58, p. 59, ph. 43, p. 61) et mesure environ 30 μ de diamètre. Le fuseau anastral a la forme d'un tonnelet et atteint une longueur de 20 à 25 μ. La conservation cytologique est-elle moins réussie, la figure de division, contractée, est beaucoup plus petite (fig. 59, p. 63, ph. 44, p. 61). Il est en tout cas intéressant de noter, et je reviendrai sur ce point, que la métacinèse ovocytaire est, en dimensions linéaires, deux fois plus grande qu'un stade équivalent, ovogonial ou folliculaire.

En profil (fig. 57, p. 56, ph. 42, p. 61), nous remarquons une fois de plus qu'au point de vue chromosomique la métaphase est une anaphase: chaque chromosome est en effet divisé en deux chromatides, le contact entre chromosomes-filles n'étant maintenu que par l'une (éléments à bras asymétriques) ou par les deux extrémités distales (éléments en **V** réguliers) unies, souvent très étirées, et difficiles alors à distinguer. Cette constatation ne nous surprend pas puisque, dès la fin de la prophase, nous avons remarqué l'écartement des centromères-filles issus d'une division anticipée du kinétochore. Nous enregistrerons ensuite le fait que les chromatides, elles-mêmes

sont distinctement clivées, ce qui traduit la persistance des phénomènes d'anticipation. Ce clivage se manifeste en particulier par le contour de l'élément qui est nettement échancré dans les régions tournées vers les pôles cinétiques. Il est enfin probable que le centromère de chaque chromatide est déjà divisé, ce qui ressort tant du

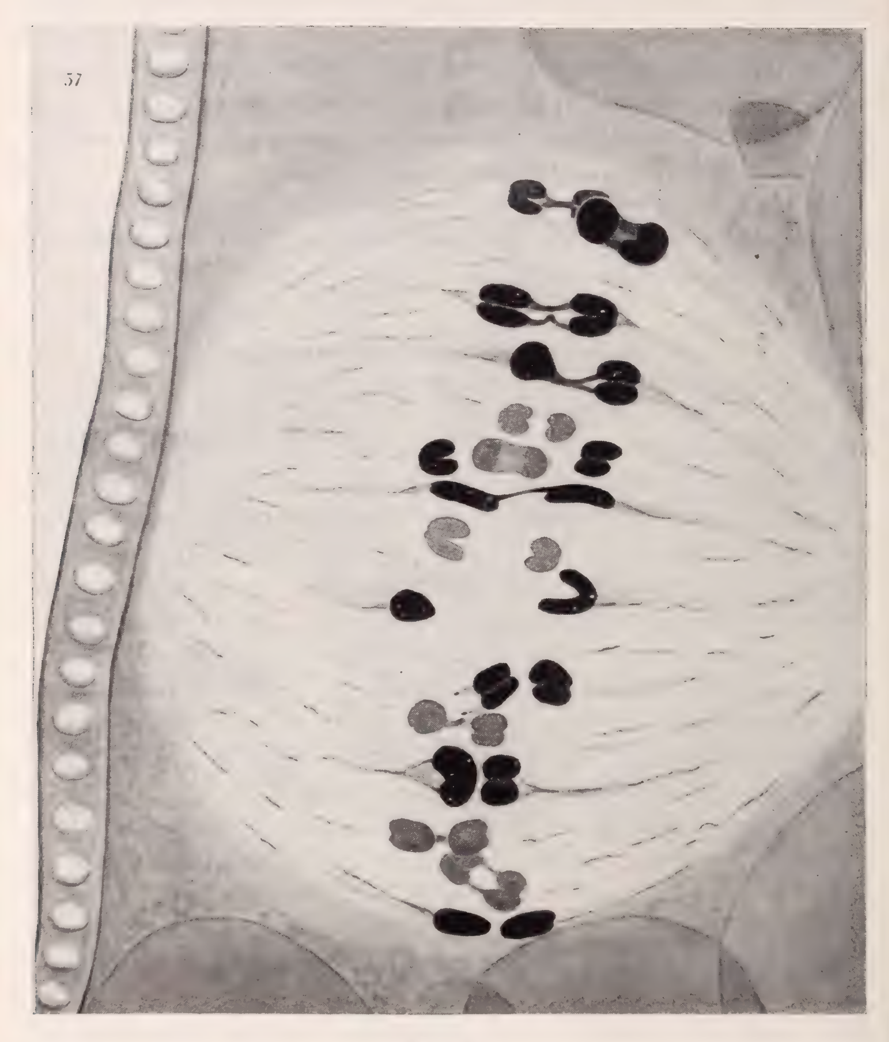
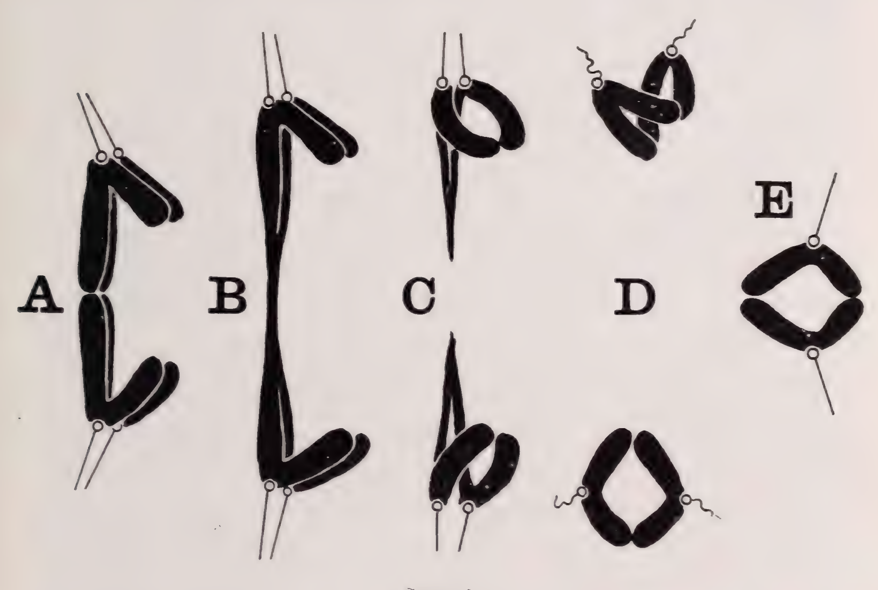


Fig. 57.

Maturation chez *Pycnoscelus surinamensis*.

Métaphase de la 1re cinèse en profil. A gauche, le chorion.
Fixé Petrunkewitsch. Coloré Hémalun. Gross. = 4150.

comportement anaphasique que de l'aspect des fibres fusorielles qui semblent se rattacher à chaque chromatide en deux points écartés dont elles jaillissent en deux faisceaux distincts d'abord, puis convergents. En somme, considéré dans son ensemble, le chromosome métaphasique exhibe une structure quadripartite, un aspect pseudo-tétradique qui, bien que nullement caractéristique de la première mitose de maturation mais propre à toutes les cinèses de



Sch. 3.

Interprétation schématique de la morphologie chromosomique au cours des divisions de maturation. Les centromères sont figurés sous la forme de petits cercles. — A. Métaphase I; B et C. Anaphase I; D. Télophase I; E. Métaphase II.

Pycnoscelus, se présente ici, en raison de la grande taille des éléments, avec une clarté particulière.

En vue polaire (fig. 58, p. 59 et 59, p. 63, ph. 43 et 44, p. 61), le décompte est aisé à établir : il y a un nombre diploïde de chromosomes, soit 38. La figure 58, tirée d'une préparation particulièrement bien fixée, permet d'analyser la structure des chromosomes telle qu'elle apparaît à la fin de la métaphase ou au début de l'anaphase : La figure schématique (sch. 3) montre le comportement d'un **V** à branches inégales (sch. 3 *a*). Les chromatides de la branche la plus longue

sont unies distalement par l'« attraction terminale »; sous l'influence de la traction des fibres fusorielles et de la poussée du « Stemmkörper », il y a étirement du bras long (sch. 3 *b*). Les centromères, précocement dédoublés, ne peuvent extérioriser, dans chaque chromatide, leur répulsion réciproque qui, agissant transversalement, est plus faible que la résultante longitudinale issue des composantes mentionnées ci-dessus; ils demeurent en conséquence voisins. Mais le bras court de chaque chromosome-fille (= chromatide) luimême clivé en demi-chromatides, prend la forme d'un anneau (sch. 3 *c*). Cette interprétation, en bon accord avec l'ensemble de mes observations, me paraît seule susceptible d'expliquer la morphologie bien particulière que les chromosomes de la figure 58 manifestent.

Anaphase : Les anaphases typiques sont, comme les télophases, rares. Nul doute qu'après la rupture de l'équilibre métaphasique le cycle de la maturation se déroule rapidement. J'ai représenté (fig. 61, p. 65, ph. 45, p. 61) ce stade qui démontre l'acheminement des chromosomes-filles vers les pôles de la cinèse. La petitesse des éléments n'autorisant pas une analyse fouillée, la conception explicitée dans la figure schématique 3 *d* n'a pas été directement observée mais résulte d'une comparaison soigneuse avec ce qui a précédé et ce qui suivra (sch. 3 *e*): Le bras long de chaque chromatide a cessé d'être soumis, après rupture de l'« attraction distale », à l'étirement qu'il subissait; ce bras reprend alors une longueur et un calibre normal. D'autre part, les centromères n'étant plus soumis à une force longitudinale peuvent maintenant exercer librement leur répulsion mutuelle: chaque chromosome est maintenant un anneau.

Télophase : L'ascension polaire s'accompagne d'une concentration des chromosomes sur des surfaces circulaires de plus en plus petites; le diamètre des couronnes télophasiques (fig. 62, p. 65, ph. 46, p. 61) est en effet à peine égal aux deux cinquièmes du diamètre de la plaque équatoriale, d'où un tassement des chromosomes. Dans la photo 46, on voit nettement, entre les deux groupes symétriques, les restes du « Stemmkörper », beaucoup moins visible sur la figure 62.

Polocyte I et comportement intercinétique : La figure 63, p. 65, nous montre alors le premier polocyte, ellipsoïde de contour régulier et très basophile. Les chromosomes

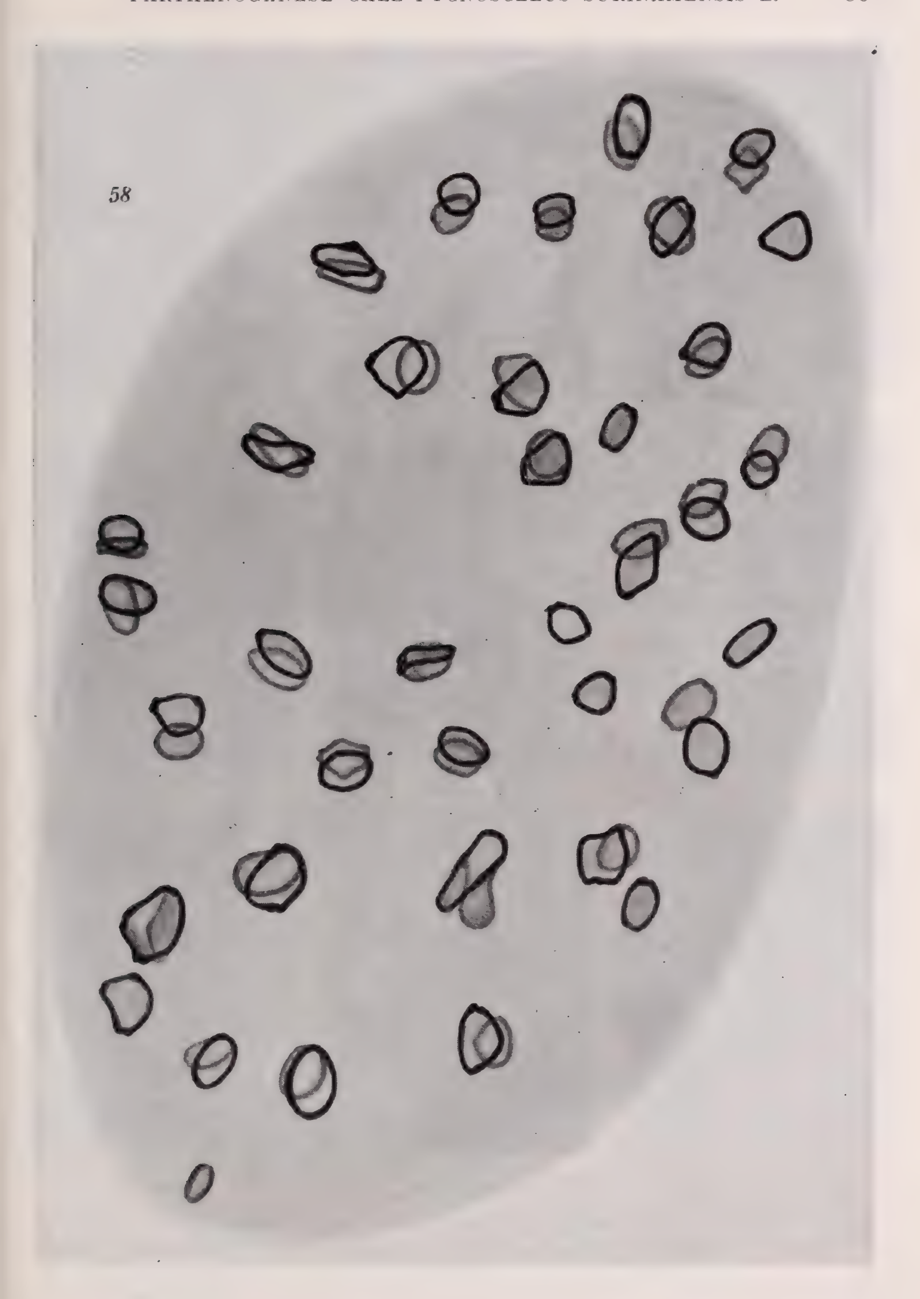


Fig. 58.

Maturation chez *Pycnoscelus surinamensis*.

Métaphase avancée de la 1re cinèse en vue polaire. Chromosomes dédoublés. Fixé Petrunkewitsch. Coloré Hémalun. Gross. = 4150.

appelés à participer à la deuxième division de maturation sont au contraire très peu colorables. Il n'y a pas d'intercinèse proprement dite mais un moment, très fugace (surpris une seule fois !) où ces éléments sont groupés, à quelque distance du globule polaire, dans une zone cytoplasmique au sein de laquelle ils figurent un disque aplati. Cependant, en l'absence d'une membrane nucléaire, on ne saurait parler d'un noyau intercinétique « sensu stricto ».

D. La seconde division.

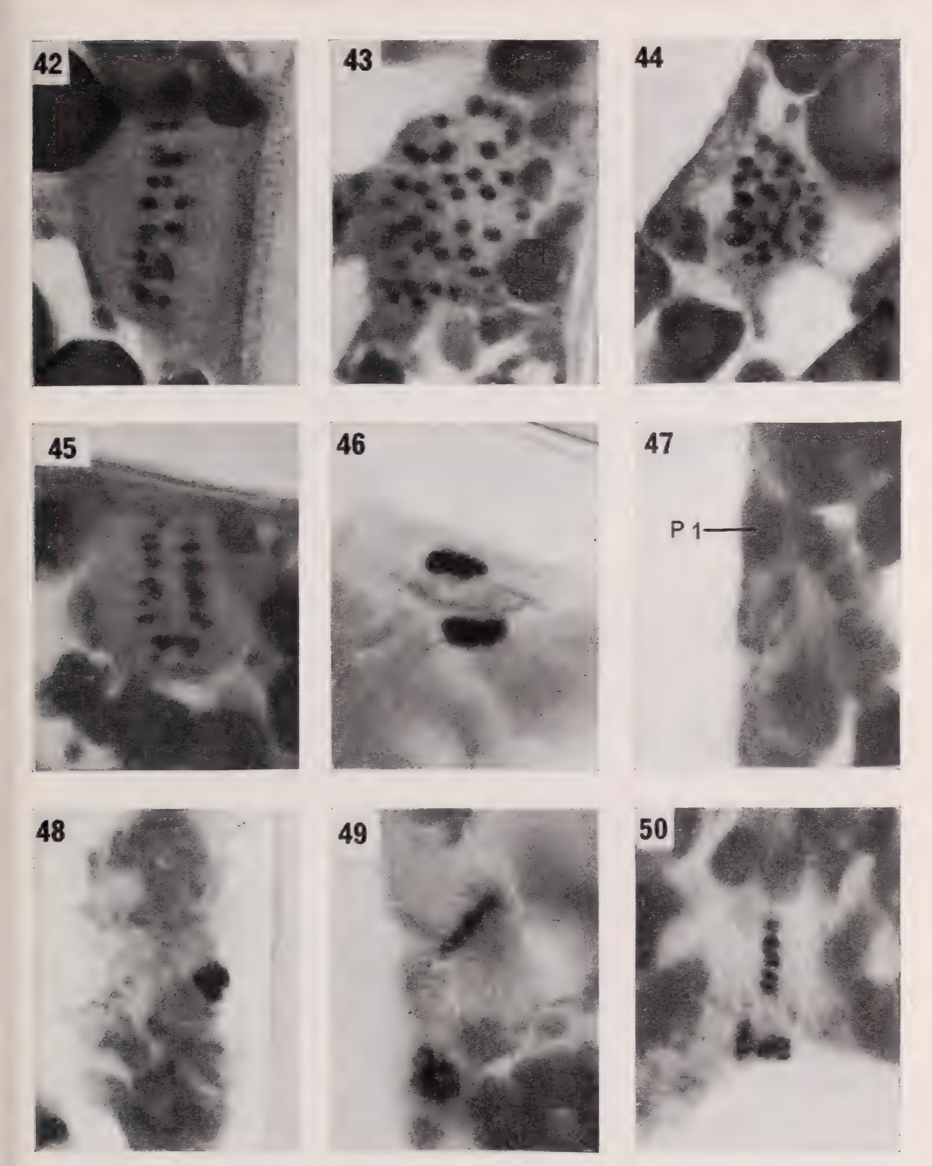
Il s'agit de nouveau d'un stade dont la durée est si brève qu'au sein des trois oothèques où je l'ai rencontré il y avait — ceci en opposition avec le synchronisme rigoureux qui est de règle pour tous les ovocytes d'une même capsule — toutes les phases de cette mitose. C'est chez l'individu 110, appartenant à la sixième série de fixations (tableau nº 6) que j'ai pu, en raison d'une conservation cytologique irréprochable, analyser la marche de cette division.

Tableau Nº 6.

6e série:

Fixations d'imagos d'âge connu pour l'étude des processus de la maturation.
Température d'élevage: 26-28°. Fixé au Petrunkewitsch. Paraffine.

Age de l'imago	Mue imaginale	Fixée le	Nº	Ovaire	Oothèque	Etat cytologique
6 jours	12/8/44	18/8/44	112	+	—	Première cinèse
7 »	13/8	20/8	113	+	—	» »
7 »	14/8	21/8	114	+	—	» »
7 »	15/8	22/8	116	+	—	» »
7 »	17/8	24/8	120	+	—	» »
7 »	18/8	25/8	121	+	—	» »
7 »	19/8	26/8	123	+	—	» »
7 »	19/8	26/8	124	+	—	» »
7 »	19/8	26/8	126	+	—	» »
7 »	15/8	22/8	115	—	en format.	» »
7 »	15/8	22/8	117	—	»	» »
7 »	16/8	23/8	119	—	»	» »
7 »	19/8	26/8	125	—	»	» »
7 »	15/8	22/8	118	—	+	Polocytes I, II
7 »	18/8	25/8	122	—	+	Polocytes I, II
7 »	19/8	26/8	127	—	+	Télophase I
8 »	10/8	18/8	111	—	+	Télophase I
9 »	9/8	18/8	110	—	+	Métaphase et Anaphase II



Ph. 42-50.

Maturation chez *Pycnoscelus surinamensis*.

Ph. 42: 1re division vue de profil, métaphase. — Ph. 43: Id. vue polaire. — Ph. 44: Id. — Ph. 45: 1re division vue de profil, anaphase. — Ph. 46: 1re division, télophase. Entre les deux pôles, le « Stemmkörper » est bien visible. — Ph. 47: Intercinèse et 1er polocyte. — Ph. 48: 1er polocyte divisé. — Ph. 49 et 50: 2e division vue de profil et le polocyte I.
Fixé Petrunkewitsch. Coloré Hémalun. Gross. = 900.

Métaphase : En profil, le fuseau anastral mesure 16/12 μ environ, ceci dans les coupes provenant de pièces incluses à la paraffine (fig. 65, p. 65, ph. 49, 50, p. 61); dans le matériel traité par la celloïdine, la contraction générale est moins marquée et les dimensions sensiblement plus grandes (fig. 64, p. 65). Le grand axe du fuseau est légèrement oblique par rapport à la surface ovulaire et la figure de division n'atteint en aucun point la périphérie. Les chromosomes, divisés chacun en deux chromatides, se présentent sous la forme de deux **C** qui seraient opposés par leur concavité. La petite taille de ces éléments ne permet pas de décider si les chromosomes-filles sont déjà fissurés. Le dessin schématique (sch. 3 *e*, p. 57) montre leur dérivation à partir des chromosomes télophasiques de la précédente mitose.

La très belle plaque équatoriale que j'ai dessinée et photographiée (fig. 60, p. 63, 66, p. 65, ph. 51, p. 70) autorise plusieurs constatations: elle montre tout d'abord une frontière bien nette entre les territoires cytoplasmiques du polocyte I et du fuseau II, frontière morphologiquement indiquée par une concentration de granulations assez fortement basophiles; ensuite, elle atteste la diploïdie de cette division; enfin, le fort agrandissement de la figure 60 montre que les chromosomes possèdent une structure compliquée qui s'interprète au mieux en admettant une fissuration anticipée des chromatides. Les chromosomes de la seconde mitose seraient donc, eux aussi, quadripartites.

Notons encore, je reviendrai sur ce point tout à l'heure, que, synchroniquement à la deuxième division, le premier polocyte esquisse toujours une cinèse (fig. 64-68 et 70, p. 65) qui aboutira invariablement à une rapide dégénérescence.

Anaphase : Plus brève encore que la métaphase, je ne l'ai clairement observée qu'une seule fois (fig. 67, p. 65 ph. 52, p. 70). Le fuseau étant beaucoup moins renflé qu'à la première division, les couronnes anaphasiques montrent des chromosomes largement espacés et dont les dimensions minuscules défient toute analyse morphologique.

Polocyte II : Plus petit, mais non moins dense que le polocyte I, le second globule polaire s'en distingue encore par le fait qu'il n'est jamais à la périphérie mais invariablement enfoui à une certaine profondeur, de 15 à 20 μ (fig. 68-70, p. 65, ph. 53-56, p. 70). La figure 69 manifeste clairement l'existence de territoires cytoplas-

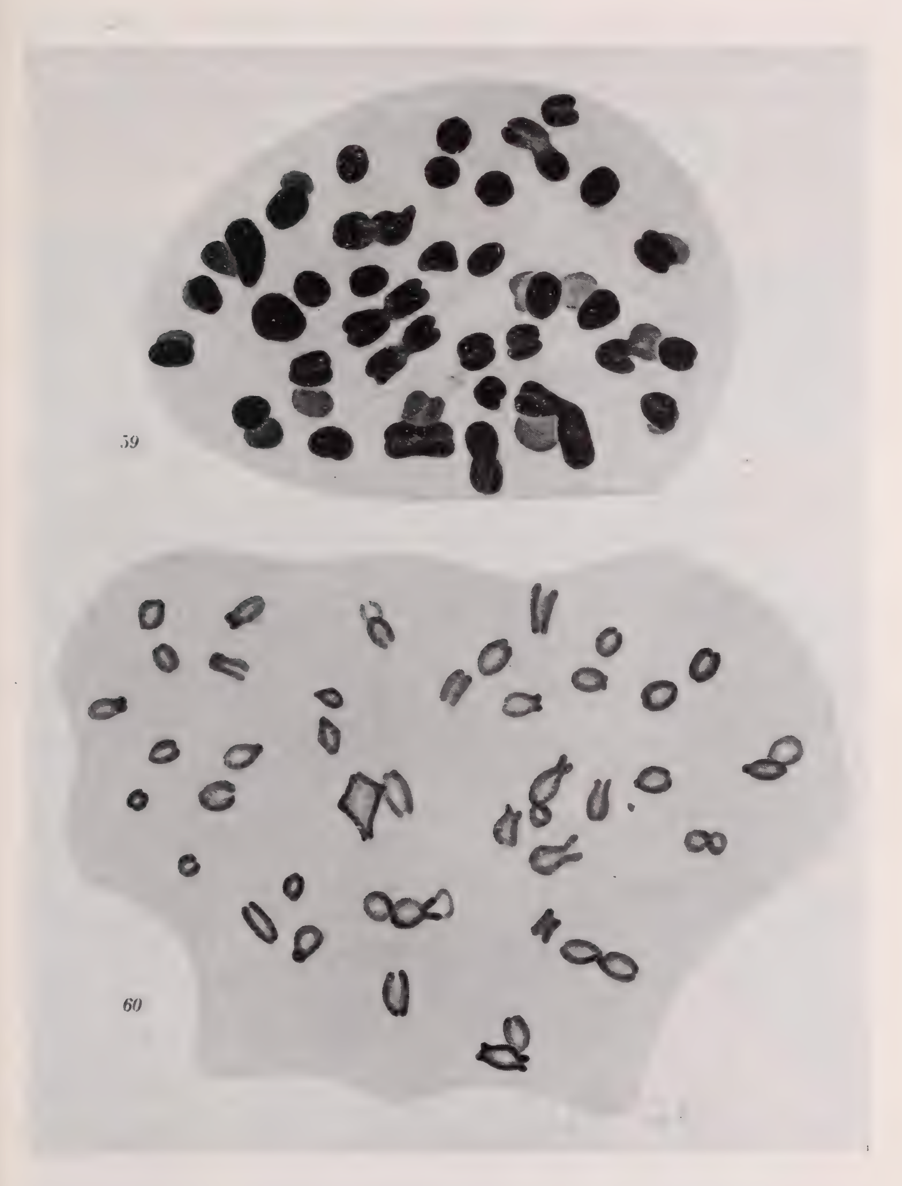


Fig. 59-60.

Maturation chez *Pycnoscelus surinamensis*.

Fig. 59: Métaphase de la 1re cinèse en vue polaire. — Fig. 60: Métaphase de la 2e cinèse en vue polaire.
Fixé Petrunkewitsch. Coloré Hémalun. Gross. = 4150.

miques à frontières granuleuses, territoires relevant respectivement de chacun des polocytes et du noyau de segmentation. Bien que ces zones ne soient pas limitées par des membranes, leur autonomie est si nette que le noyau de l'œuf entraînera avec soi son halo cytoplasmique au cours de la migration qui va l'amener, de la périphérie, au centre du germe.

E. Le sort des polocytes.

A la suite de sa mitose avortée, le premier polocyte se résout souvent en deux masses chromatiques à peu près égales (fig. 69, ph. 48, p. 61). Plus tard, après l'expulsion du deuxième globule polaire, une dégénérescence rapide se produit, le plus fréquemment amorcée par une fragmentation grossière des deux noyaux (fig. 71). Bien que diploïdes, les polocytes ne contribuent jamais à la formation du blastoderme, ce qui nous prouve que, dans la reproduction bisexuée, l'haploïdie n'est en rien responsable de la décadence polocytaire, phénomène dont le déterminisme demeure mystérieux.

F. Les prodromes de la segmentation.

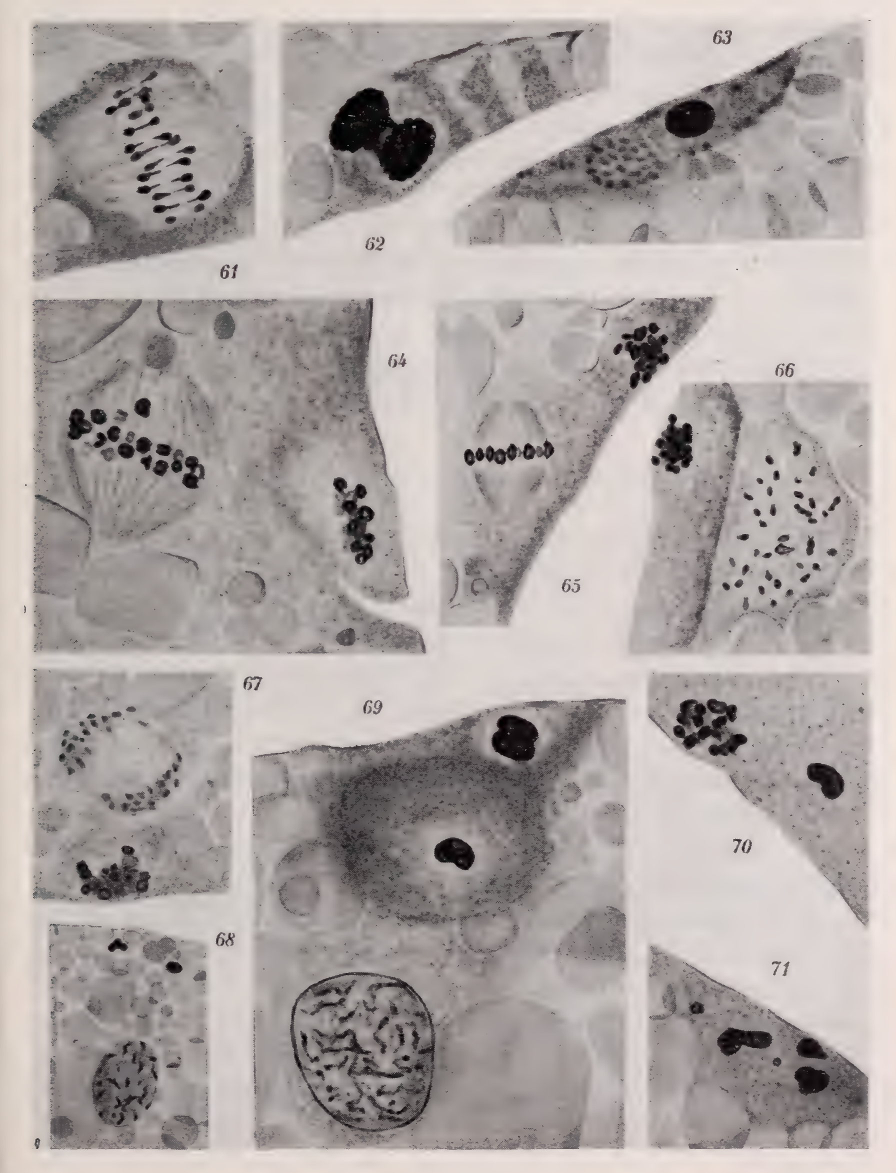
Le noyau de segmentation reconstitué après la deuxième mitose montre une structure presque quiescente (fig. 69, ph. 55, p. 70) où les chromosomes n'apparaissent encore que très confusément. Son diamètre est alors de 35 μ. Entouré de son territoire cytoplasmique, ce noyau s'enfonce dans l'œuf jusqu'à atteindre le centre de celui-ci (sch. 2, p. 48). Au cours de cette migration, les dimensions nucléaires diminuent en même temps que les chromosomes deviennent de plus en plus nets et petits (ph. 57, p. 70). Dès la prophase avancée (ph. 58, p. 70)

Fig. 61-71.

Maturation chez *Pycnoscelus surinamensis*.

Fig. 61: Anaphase de la 1re cinèse en profil. — Fig. 62: Télophase de la 1re cinèse. — Fig. 63: Le 1er polocyte et l'intercinèse. — Fig. 64: Le 1er polocyte en cinèse et la 2e division en profil (celloïdine !). — Fig. 65. Id. (paraffine !). — Fig. 66: Le 1er polocyte et la 2e division en vue polaire. — Fig. 67: Anaphase de la 2e division et avortement de la cinèse polocytaire. — Fig. 68: Le noyau de l'œuf et les deux polocytes (celloïdine !). — Fig. 69: Id. (paraffine !). — Fig. 70: Les deux polocytes. — Fig. 71: Dégénérescence polocytaire.
Fixé Petrunkewitsch. Coloré Hémalun, à l'exception de la fig. 68, colorée au Carmin à l'alun de Cr.
Gross. = 1012, à l'exception de la fig. 68 (= 415).

il est possible de décompter les éléments chromatiques, numération qui conduit à un chiffre approximativement diploïde. La première cinèse de segmentation se produira très exactement au milieu du plus grand diamètre dorso-ventral, lieu où, d'après WHEELER (1889), a lieu la fécondation et la première division de l'œuf chez



l'espèce bisexuée *Blatta germanica*. Toute la description de WHEELER se superpose très exactement à la mienne et les processus généraux sont sensiblement les mêmes. Cependant, pour *Blatta*, l'apparition des chromosomes dans le pronucléus femelle est plus tardive que chez *Pycnoscelus:* en effet, j'ai souvent observé des noyaux (ph. 57, p. 70) qui, tout au début de leur enfouissement dans le vitellus, montrent déjà des chromosomes prophasiques petits et distincts, stade que l'auteur américain ne signale qu'après l'arrivée du pronucléus femelle dans la profondeur et sa copulation avec le spermatozoïde. Il y a donc, ici encore, une anticipation cinétique de l'espèce parthénogénétique par rapport à l'espèce bisexuée.

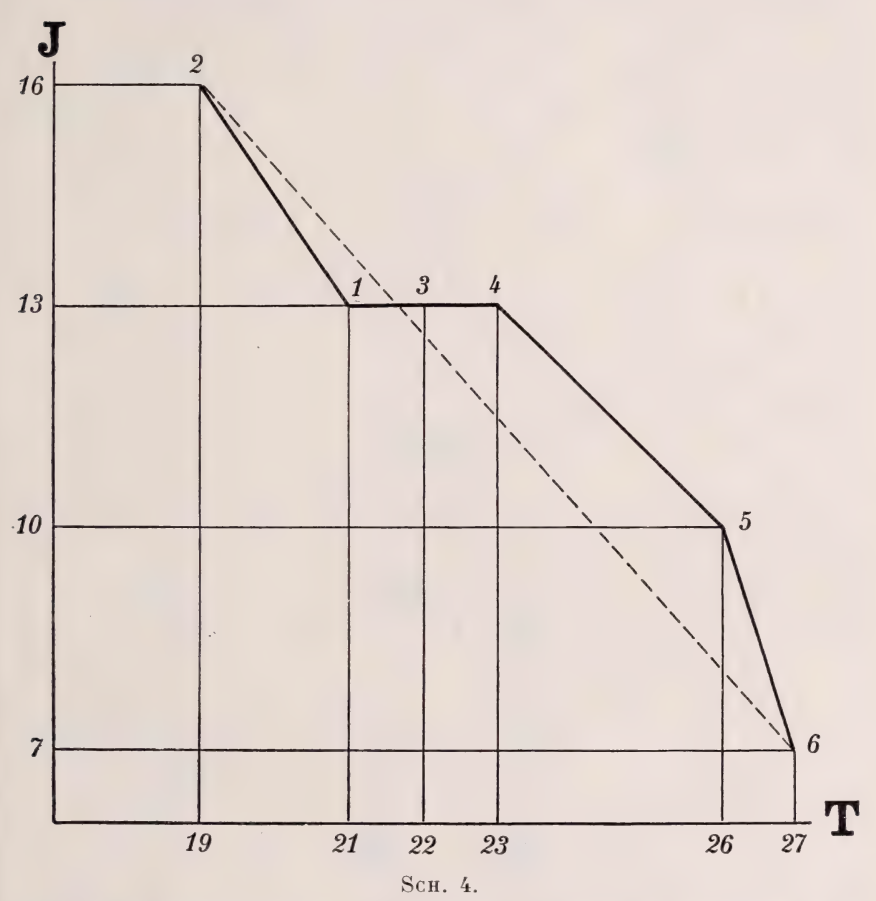
Je figure encore (ph. 59, p. 70) les deux premiers noyaux de segmentation, lesquels, dès leur formation, s'éloignent beaucoup l'un de l'autre, ce qui est significatif de l'inexistence de tendance automictique à ce stade. On constatera que les deux noyaux, dont le diamètre est de 16 μ environ, sont déjà à 200 μ l'un de l'autre. Je n'ai pas observé la suite du développement qui m'a paru se dérouler très exactement selon l'excellente description de WHEELER.

G. REMARQUES GÉNÉRALES SUR LA MATURATION.

L'évolution des ovocytes dépend étroitement de la température. En tenant compte uniquement de mes observations, je puis établir le graphique suivant (sch. 4). Faute d'une installation suffisante de thermostats, les températures indiquées sont passablement approximatives; cependant, en reliant les points extrêmes (ligne pointillée) on constate un bon accord avec la loi de VAN'T HOFF. La région centrale de la courbe obtenue montre par contre un palier assez curieux. Il semble que pour les températures voisines de l'optimum (21-23°) une légère différence n'ait pas d'influence, mais que, au delà de deux seuils, la vitesse de maturation soit brusquement accélérée ou décélérée.

La température agit-elle également sur tous les processus de la maturation ? Cela me paraît probable et résulte en particulier du fait que les œufs fixés au moment où se forme l'oothèque (moment facile à saisir, car la poche oothécale fait alors saillie hors de l'abdomen, pour être, dès achèvement de l'opération, réinvaginée) sont invariablement au stade de la métaphase I; 48 heures après, on trouve, soit les deux polocytes, soit même les premiers noyaux

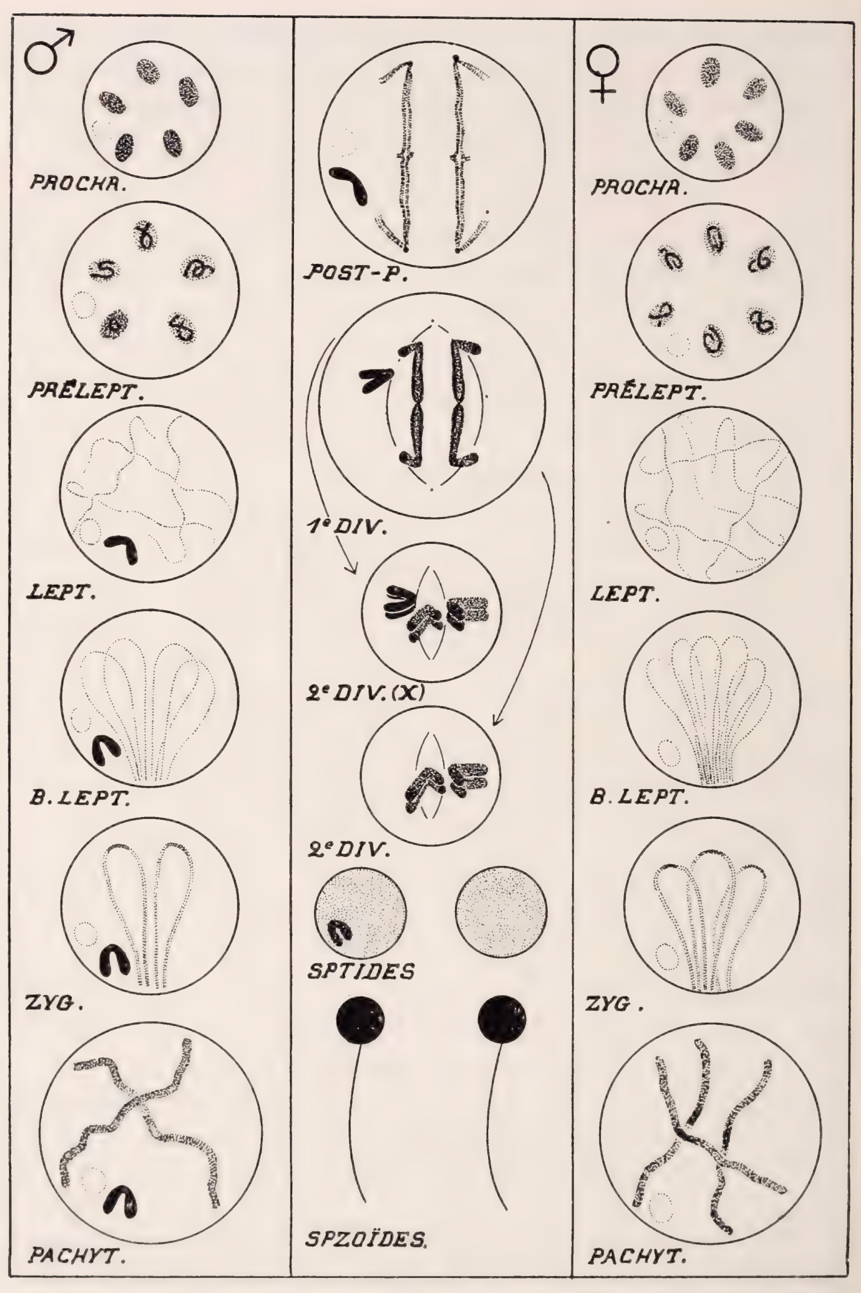
de segmentation. La seconde cinèse suit donc de très près l'inclusion oothécale et ces deux processus, qui, semble-t-il, pourraient être théoriquement dissociés par l'action de variables telles que la température, conservent un synchronisme rigoureux.



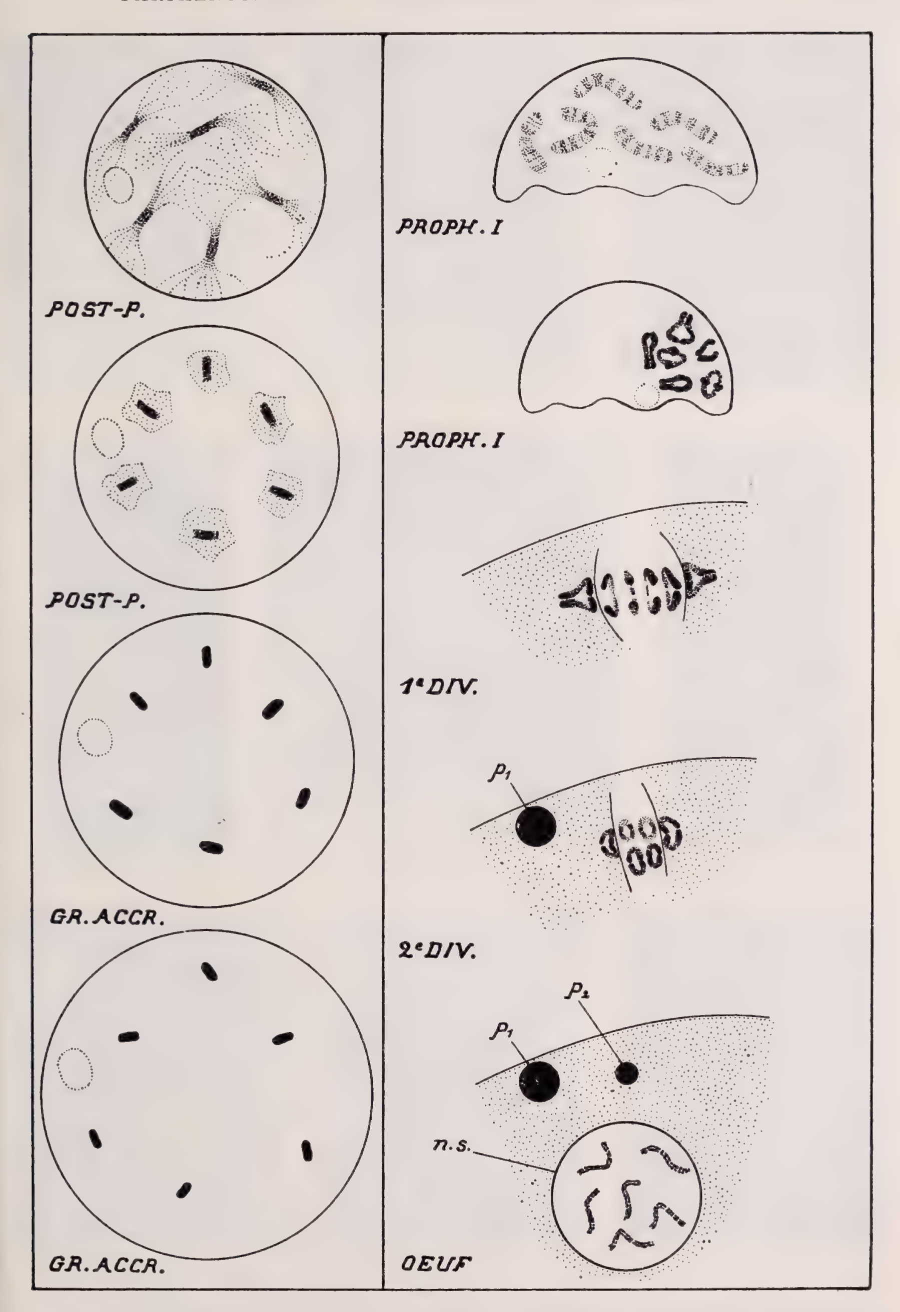
Sch. 4.

Nombre de jours nécessaires à la formation de l'oothèque en fonction de la température. En abscisse, la température (T); en ordonnée, le nombre de jours (J). Les chiffres disposés sur la courbe obtenue correspondent aux numéros des élevages. La droite en pointillé joint les valeurs extrêmes.

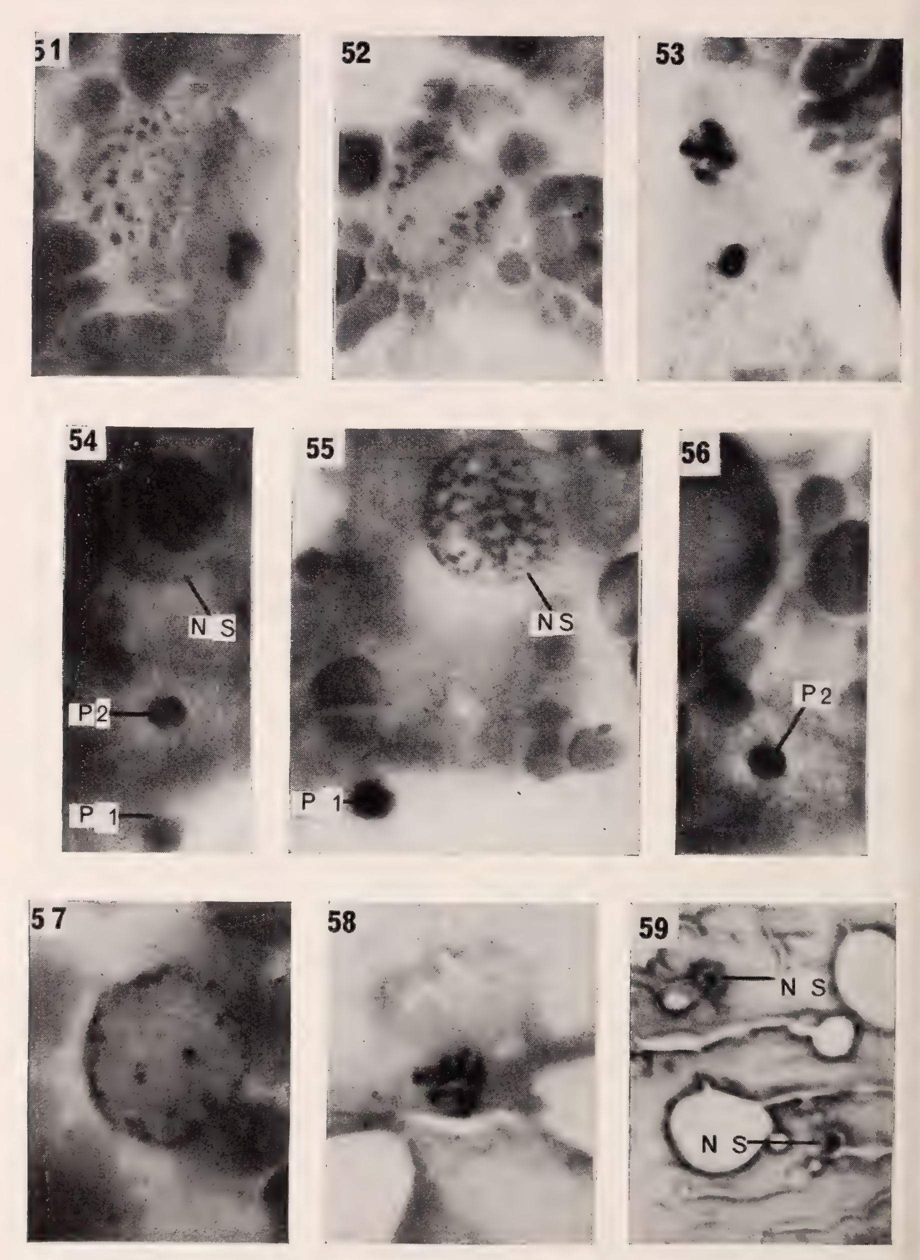
J'ai déjà indiqué le parallélisme étroit qui existe entre les processus de la maturation chez *Pycnoscelus surinamensis*, thélytoque, et chez *Blatta germanica* bisexuée. La description de Wheeler, bien que datant de 1889, est un modèle de précision et les obser-



SCH. 5. — Spermatogénèse et ovogénèse chez *Pycnoscelus surinamensis*. On a représenté chez le ♂ deux paires d'autosomes et le chromosome **X**, chez la ♀, le comportement hétérochromosomique n'étant pas certain, trois paires de chromosomes. Prochr. = Cyte à prochromosomes; Prélept. = Préleptoténie; Lept. = Lepto-



ténie; B. lept. = Bouquet leptotène; Zyg. = Zygoténie; Pachyt. = Pachyténie; Post-p. = Postpachyténie; Gr. accr. = Grand accroissement; Proph. I = Prophase de la 1re division; 1re div. = 1re division; 2e div. = 2e division; p1, p2 = Polocytes; n. s. = Noyau de segmentation.



Ph. 51-59.

Maturation et segmentation chez *Pycnoscelus surinamensis.*

Ph. 51: 2e division en vue polaire, métaphase. A droite, le 1er polocyte. — Ph. 52: 2e division, anaphase. — Ph. 53: Les deux polocytes: le 1er à la péri-

vations minutieuses de cet auteur montrent bien qu'abstraction faite de la précocité prophasique, la seule différence — notable il est vrai ! — concerne le nombre de chromosomes, haploïde chez *Blatta*, diploïde chez *Pycnoscelus*. Nous verrons plus bas à quelles inductions peut nous conduire cette diploïdie.

Pour terminer, je désire encore souligner, ce qui n'est peut-être pas inutile vu le caractère insolite de mes observations, la matérialité des faits. Que les deux divisions se produisent constamment est une certitude: j'ai rencontré les deux polocytes dans tous les œufs examinés au moment convenable, soit plus de 300 fois. Que ces deux divisions possèdent 38 chromosomes, les photographies 43, 44, 51 le démontrent, témoignages auxquels je dois ajouter une douzaine de numérations pratiquées sur du matériel inclu à la celloïdine et qui, s'il ne se prêtait pas à des dénombrements très précis, m'a permis d'aboutir à des valeurs toutes proches du chiffre diploïde. Je me suis encore demandé si *Pycnoscelus surinamensis* var. *major* n'était peut-être pas un tétraploïde alors que *P. s.* var. *minor* serait lui diploïde. Quelque déplorable hasard aurait-il voulu que les ovaires étudiés en vue de l'analyse caryocinétique appartinssent tous à la race *minor* et que les œufs oothécaux utilisables pour l'examen de la méiose eussent été, sans exception, empruntés à des *major* ? Dans cette éventualité où *P. s. major* posséderait 76 chromosomes les divisions de maturation seraient haploïdes et quelque phénomène automictique rétablirait le nombre diploïde au cours de la segmentation ? A ceci, je puis répondre que, dès le début de mes recherches, je me suis assuré de l'identité chromosomiale de mes deux races. Cependant, les larves qui m'ont fourni le matériel utilisé pour l'étude des cinèses ovogoniales et folliculaires ne sont pas toujours susceptibles d'être attribuées, sans hésitation, à l'une ou l'autre des deux races, dont les caractéristiques ne deviennent nettes qu'après la mue imaginale. Aussi, mes observations terminées, ai-je encore fixé des embryons avancés

---

phérie, le 2e un peu à l'intérieur (situation constante). — Ph. 54-56: La photographie 54 montre le noyau de l'œuf (NS) et les deux polocytes (P1, P2). La photographie 55 est au point sur NS et P1, la photographie 56 sur P2. — Ph. 57: Noyau peu après la 2e division. — Ph. 58: Le noyau de l'œuf en prométaphase. — Ph. 59: Les deux premiers noyaux de segmentation.
Fixé Petrunkewitsch. Coloré Hémalun.
Gross. = 900, à l'exception de la ph. 59 (= 125).

prélevés dans l'oothèque (on sait que *Pycnoscelus*, contrairement à l'immense majorité des Blattes, est vivipare) et dont l'origine raciale est certaine: ces larves, *major* ou *minor*, possédaient toutes 38 chromosomes. Les faits sur lesquels nous allons discuter sont ainsi établis d'une manière absolument certaine, faits que je récapitule dans un tableau semi-schématique (sch. 5, p. 68-69).

Seconde Partie : DISCUSSION GÉNÉRALE.

Chapitre IV

ANALYSE DES CONDITIONS CYTOLOGIQUES

A. Exposé préliminaire sur la structure des chromosomes.

Avant d'aborder l'examen des faits cytologiques les plus caractéristiques, je rappellerai ici un certain nombre de données indispensables à l'intelligence de l'analyse.

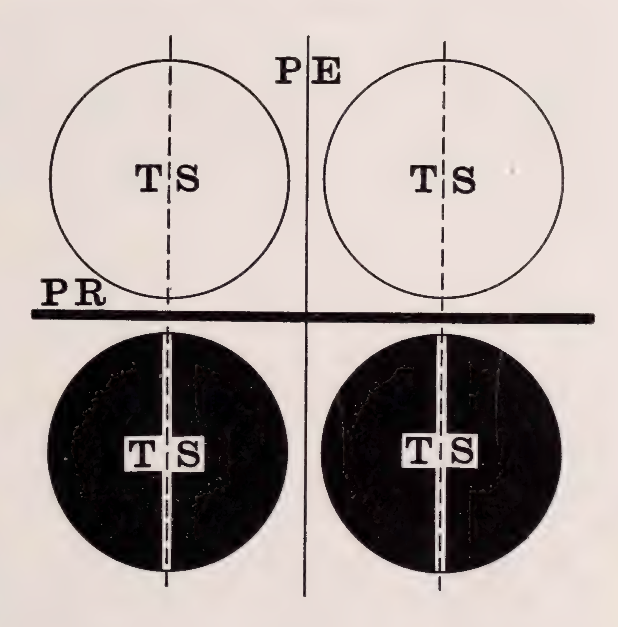
Le moment précis où le chromosome se divise est encore insuffisamment fixé à l'heure actuelle; ce problème est d'ailleurs étroitement lié à la question du nombre de chromonémas par élément chromatique. Dans une mise au point récente (Matthey, 41), j'ai exposé les principales opinions émises à ce sujet, opinions que j'énumère: à l'anaphase, il y a un chromonéma (Belar, Belling, Darlington); il y en a deux (Kaufmann, Huskins, Kuwada, Smith, Sax); il y en a quatre (Nebel). La deuxième opinion m'a paru la plus vraisemblable qui s'appuie sur un ensemble imposant de faits: *a*) les dessins et les microphotos de Jeffrey (1937) montrent, chez *Trillium*, l'aspect quadripartite des chromosomes métaphasiques; *b*) Matsuura et Haga (1940), par l'action d'une température élevée, ont réussi, chez *Trillium*, à dissocier le rythme centromérique du rythme chromosomial; dans ces conditions, l'espèce étudiée dont le nombre haploïde est 5 peut montrer 40 filaments distincts; il y a donc, dans un bivalent, 40/5, soit 8 chromonémas, soit encore 2 pour chaque chromatide; *c*) l'analyse des noyaux interphasiques pratiqués par Kuwada et Sinke (1938) montre que les chromosomes ont, à ce stade, trois calibres possibles, le dernier, qui est le plus fort, répondant à l'aspect prophasique; l'interprétation la plus simple est alors d'admettre que ces trois aspects correspondent, le plus fin à la dispersion des chromonémas unitaires, le moyen à leur accolement deux à deux,

le plus grossier à leur groupement quatre par quatre; *d*) par irradiation, NEBEL (1937) a obtenu des fractures demi-chromatidiennes des chromosomes préleptotènes de *Tradescantia*. Il est cependant possible que cette conclusion — le chromosome anaphasique est formé de deux chromonémas — ne représente qu'une première approximation: en effet, NEBEL et RUTTLE (1937) admettent que la réduplication des demi-chromatides intervient à la métaphase, ce qui implique une structure quadripartite pour tout chromosome, méta- ou anaphasique.

A la méiose, on sait que, si pour DARLINGTON dont les idées sont généralement admises, les chromosomes leptotènes sont simples, formés d'un seul filament, d'autres auteurs soutiennent qu'il n'en est pas ainsi. C'est ROBERTSON (1919) qui montra le premier qu'à l'anaphase de la dernière division goniale les chromosomes sont distinctement fissurés. Considérant que ce clivage correspond à une division qui ne deviendra effective qu'à la première mitose de segmentation, ROBERTSON lui attacha le nom de « tertiary split ». Je renonce à examiner ici les nombreuses discussions dont le « tertiary split » a été le sujet. Le fait même n'est pas douteux depuis les belles observations de S. HUGHES-SCHRADER (1940) qui a pu, chez le Coccide *Llaveiella taenechina*, mettre clairement en évidence la structure octopartite des tétrades et l'indépendance relative des huit demi-chromatides qui forment chacune d'elles. NEBEL et RUTTLE (1937) avaient d'ailleurs supposé que l'apparente simplicité des chromosomes leptotènes était due à leur allongement excessif, non compensé par une augmentation de diamètre, et que les demi-chromatides étaient simplement en dessous du pouvoir séparateur, mais les rayons X permettent encore de prouver la nature complexe des filaments leptotènes qui, à certains égards, peuvent se comporter comme un tout, mais sont en réalité quadripartites. Il n'est encore pas interdit de voir dans la fissuration un phénomène réversible (HUSKINS et SMITH, 1935). Personnellement, j'ai la conviction que le seul modèle macrophysique auquel nous puissions faire appel, c'est la corde. En première approximation, celle-ci nous apparaîtra formée de deux cordelettes; en détordant ces cordelettes, nous verrons que chacune d'entre elles est constituée par des brins plus minces eux-mêmes dissociables en un nombre indéfini de filaments toujours susceptibles d'être clivés ! Si la cohésion longitudinale du chromosome est assurée par la juxta-

position et l'intrication d'une quantité immense de longues molécules protéiques, on conçoit que, selon le stade ou le matériel d'étude à quoi on s'adresse, les aspects purement morphologiques disparaissent plus ou moins tôt cédant le pas aux structures d'ordre physico-chimique.

Essayons maintenant d'esquisser brièvement ce que nous savons du centromère et de son comportement. Dans les mitoses somatiques, on admet communément, avec Darlington, qu'il y a un seul centromère par chromosome et que sa division a lieu au début de l'anaphase. A la métacinèse, le centromère, encore indivis, maintient ensemble les chromatides.



Sch. 6.
Coupe transversale schématique d'une tétrade, intéressant le segment doté du centromère. PR = plan réductionnel; PE = plan équationnel; TS = « tertiary split ».

Au cours de la méiose, on voit, selon la conception aujourd'hui classique du cytologiste anglais, se dérouler l'enchaînement phénoménal suivant : à la pachyténie a lieu la division des chromosomes d'un bivalent en chromatides mais la division des deux centromères de la tétrade ne survient qu'à l'anaphase de la seconde cinèse de maturation. Il s'ensuit que, pour le segment chromosomial incluant le centromère (Sch. 6), la première mitose est nécessairement réductionnelle. Ces notions ont été très fécondes et nous ont permis de saisir la nature des chiasmas, « cicatrices » de « crossing-over », et, d'une façon plus générale, la structure des tétrades qui doit être interprétée dans le cadre de la « one plane theory ».

Cependant, on peut se demander si la division du centromère coïncide bien, dans tous les cas, avec l'anaphase de la seconde cinèse. De nombreuses observations laissent présumer qu'il n'en est rien et que la duplication du kinétochore peut être plus précoce: dans les meilleurs travaux morphologiques que nous possédions sur la question, F. Schrader (1936, 1939) a montré, chez un Urodèle du genre *Amphiuma*, que le centromère était distinctement clivé dès la fin de la diacinèse et consistait alors en deux granules logés dans une coupe commissurale. Comme Schrader lui-même le fait remarquer, il est admissible qu'à cette dualité morphologique corresponde encore une unité fonctionnelle, ce qui permet de sauver la conception darlingtonienne. Mais celle-ci n'est plus applicable au cas de l'Hémiptère *Rhytidolomia senilis* dont Schrader (1940) a étudié la spermatogénèse: dès le début de la diacinèse, les homologues sont complètement séparés et chaque chromosome est lui-même divisé en deux chromatides parallèles mais largement espacées ! La division du centromère, au lieu de se produire à l'anaphase II, est donc effective avant la première division de maturation. A la fin de la diacinèse, les tétrades se forment « end to end », c'est-à-dire par une association terminale.

Dans un travail récent, Oksala (1943) démontre qu'il est impossible d'interpréter correctement la structure des tétrades chez *Aeschna*, sans admettre une division précoce (diacinétique) du centromère.

En somme, et c'est la conclusion que je désire suggérer, l'impression qui ressort de l'analyse des faits relatifs, soit au nombre de chromonémas et au moment de leur division, soit au comportement mitotique et méiotique du centromère, c'est que le « tempo » de ces phénomènes n'est pas, pour toutes les espèces, semblablement fixé. Il me semble plutôt que l'enchaînement causal des processus soit simplement déterminé dans son ordre de succession; chacun d'entre eux doit être réalisé avant que le suivant ne puisse l'être: par exemple, dans le cas de *Rhytidolomia*, je verrais volontiers dans la déconjugaison des homologues le facteur permettant la division du centromère; ou, en d'autres termes, la division du centromère est inhibée aussi longtemps que les deux kinétochores d'un bivalent sont juxtaposés ou voisins. Cette notion d'une succession rigoureuse, mais comportant des étapes dont la chronologie est variable, permet de concevoir un parallélisme spatial approximatif et comportant

des décalages, par exemple entre les moments de division respectifs des chromosomes et du centromère. De tels décalages sont connus : je rappellerai seulement ici combien, pour Herlant étudiant la cytologie de la parthénogénèse traumatique, était grand le rôle de la dissociation observée entre le cycle astérien et le cycle nucléaire.

C'est en ayant ces notions présentes à l'esprit que nous aborderons l'étude des particularités cytologiques qui, chez *Pycnoscelus*, ont spécialement retenu notre attention.

B. L'anticipation centromérique.

Pour tous les types de cinèses, chez *Pycnoscelus*, le centromère est nettement divisé à la métaphase déjà (anticipation centromérique) ; les chromosomes métaphasiques ont un aspect anaphasique. Nous devons alors nous demander à quel moment, dans notre matériel, se produit la scission kinétochorique. L'ensemble des faits et plus spécialement ceux qui sont relatifs à la première cinèse de maturation, suggère que le redoublement du centromère a lieu lors de l'anaphase et accompagne la division des chromosomes anaphasiques en chromatides. Les chromosomes anaphasiques sont donc, si nous nous reportons au cas général, des chromosomes doubles, notion dont nous tirerons parti en examinant les rapports de la parthénogénèse avec la polyploïdie. Et nous aurons encore à nous demander si des organismes autres que *Pycnoscelus* présentent également l'anticipation centromérique.

Au point de vue terminologique, on pourrait prétendre que l'anticipation centromérique est une illusion due à un retard dans l'édification des formations fusorielles. Cette critique, admissible si l'on étudie isolément le comportement métaphasique, est infondée lorsque l'ensemble du cycle est pris en considération. L'endoméiose, en particulier, est un processus distinctement anticipé, puisque, réalisée à la post-pachyténie, elle est homologue de la première division de maturation habituelle.

C. L'attraction terminale (ou distale).

La tendance d'origine centromérique à une anticipation mitotique est freinée par une

attraction terminale maintenant longtemps unies dans le plan équatorial les extrémités distales des chromatides.

A la dénomination d'attraction terminale, par laquelle je traduis la « terminal affinity » de DARLINGTON, il serait peut-être préférable de substituer une désignation différente; en effet, ce que j'appelle, chez *Pycnoscelus*, l'attraction terminale, se manifeste dans tous les types de cinèses, qu'elles soient mitotiques ou méiotiques, d'une part, et, d'autre part, lors des stades post-pachytènes du mâle. Or, DARLINGTON ne parle de « terminal affinity » qu'au seul sujet des chromosomes méiotiques. Cependant, dans mon matériel, les processus sont si évidemment les mêmes que je n'hésite pas à grouper tous les cas sous une étiquette commune.

A l'attraction terminale dans les cinèses somatiques, DARLINGTON (1937, p. 29) ne consacre que quelques mots: « The chromatids remain in contact at their ends until the anaphase separation finally draws them apart... throughout the prophase, chromatids have been merely held together either by a common pellicle surrounding them or, more probably, by a specific attraction existing between them... At anaphase therefore it is an attraction which has to be overcome rather than an intricate connection which has to be severed ».

En ce qui concerne la « terminal affinity » proprement dite, le même auteur aborde le sujet à deux reprises; tout d'abord à la page 500: « The only type of association between non-homologous part of chromosomes in the nucleus consists of the association of ends. This is found in the prophase of meiosis in two ways. First, there is the special type of association found in the Coccidae (F. and S. H. SCHRADER, 1923-1932). This is perhaps analogous to the formation of a continuous thread in the prophase of meiosis in *Icerya* and in haploid *Triticum monococcum*. Its causation is unknown. Secondly, there is the special type of arrangement of chromosomes at the zygotene stage... »

Plus loin (pp. 517-520), DARLINGTON discute encore les modes de terminalisation des chiasmas, mais son analyse minutieuse ne renferme guère de données utilisables pour nous. En effet, nous avons noté que, chez *Pycnoscelus*, tous les types de cinèses exhibaient, à un haut degré, l'attraction terminale et que celle-ci n'est nullement caractéristique des divisions méiotiques. Il est donc pro-

bable que nous avons affaire à un mécanisme qui n'a pas de relations avec la terminalisation des chiasmas, mais doit relever de conditions propres à toutes les mitoses.

Si nous retenons l'idée de quelque matière visqueuse assurant à la métaphase la cohésion des deux chromatides, nous pourrions supposer que l'écartement précoce des centromères refoule toute la substance de cette gaine vers les extrémités distales qui seraient ainsi plus fermement agglutinées qu'il n'est accoutumé. Une telle hypothèse établirait donc un lien causal entre la répulsion centromérique anticipée et l'attraction terminale.

White (1940) a, lui aussi, attiré l'attention sur les propriétés spéciales que possèdent les extrémités des chromosomes, dénommées « télomères » par Müller. Il s'agit d'une particularité qui, jusqu'ici, semble ne pas avoir été suffisamment analysée.

D. Post-pachyténie et endoméiose.

Chez le ♂, la pachyténie est suivie d'un stade particulier de déconjugaison au cours duquel les centromères de chaque tétrade s'écartent pour former, sous membrane nucléaire, deux groupes symétriques; entre ces deux groupes, les bivalents étirés sont constitués chacun par deux chromosomes clivés et aboutés seulement par leurs extrémités distales.

Chez la ♀, la pachyténie est suivie d'une déconjugaison complète attestée: *a*) par le nombre diploïde de chromocentres au début du grand accroissement; *b*) par la diploïdie des divisions de maturation.

Le stade post-pachytène du ♂ présente un intérêt tout spécial: nous pouvons nous attendre à rencontrer au cours de cette phase un raccourci des processus endoméiotiques, inabordables chez la ♀ par l'examen direct. La brusque séparation des associés pachytènes qui ne demeurent unis que par l'attraction terminale, suscite le problème des chiasmas: en effet, ou bien l'affinité distale peut être considérée comme résultant de la terminalisation des chiasmas; ou bien cette affinité représente un processus fondamentalement

différent; cette deuxième hypothèse est, en raison de ce qui précède, très vraisemblable. Nous voyons alors que, chez le ♂, rien, si ce n'est l'attraction terminale, ne s'oppose à la séparation des homologues; il est alors temps de répondre à une question que nous avions posée en étudiant l'ovogénèse: « la résolution des tétrades en univalents est-elle due à une répulsion centromérique anormalement puissante; ou bien, au contraire, le comportement des kinétochores ne met-il en jeu que les forces habituelles qui peuvent manifester des effets d'une ampleur inhabituelle parce que non freinées par la présence des chiasmas ? » Or, si nous refusons de voir, dans l'attraction distale, le résultat d'une terminalisation, nous pouvons alors affirmer que, chez *Pycnoscelus*, il n'existe de chiasmas à aucun moment. Ceci veut dire qu'il n'y a pas de « crossing-over » et cette absence de crossing-over doit, à son tour, trouver son explication dans une supposition que la réduplication précoce des chromosomes prophasiques rend vraisemblable: les filaments leptotènes sont déjà fissurés. Ce terme de fissuration, inspiré d'images empruntées au monde macrophysique, est probablement trop grossier: il doit y avoir des étapes dans la fissuration et nous concevons parfaitement que, si deux filaments « simples » ont une affinité maximum autorisant une union zygoténique intime et, plus tard, les échanges de l'enjambement, deux filaments « potentiellement fissurés » puissent posséder encore suffisamment d'attraction réciproque pour assurer les images morphologiques de la zygoténie sans pour cela qu'ils réalisent l'union extrêmement poussée d'où peut, à la pachyténie, surgir une éventualité de crossing-over. C'est donc à l'absence de chiasmas, plus qu'à une répulsion centromérique extraordinaire, que nous attribuons le divorce des homologues, l'endoméiose.

E. Processus automictiques.

Lors de la prophase ovogoniale, il y a des conjugaisons à distance entre homologues lesquels occupent alors un territoire nucléaire morphologiquement défini. Dans chacun de ces territoires, les deux chromosomes d'une paire, nettement fissurés, ne sont pas en contact, mais voisins.

Il y a là un processus qui tend à regrouper les homologues et nous avons aussi rencontré des stades énigmatiques où de nombreux éléments chromatiques se trouvaient réunis.

Nous pourrions encore, d'un certain point de vue, voir dans l'existence de l'attraction terminale la manifestation d'une tendance automictique, cette attraction terminale pouvant être si forte qu'elle aboutira à une non-disjonction (attestée pour le chromosome **X**, par l'apparition d'un ♂).

Cependant, d'une manière générale, le rôle efficient des phénomènes automictiques paraît assez faible: les images qui manifestent leur existence sont localisées essentiellement dans les phases initiales de l'ovogénèse et la maturation, comme la segmentation, ne les font plus apparaître.

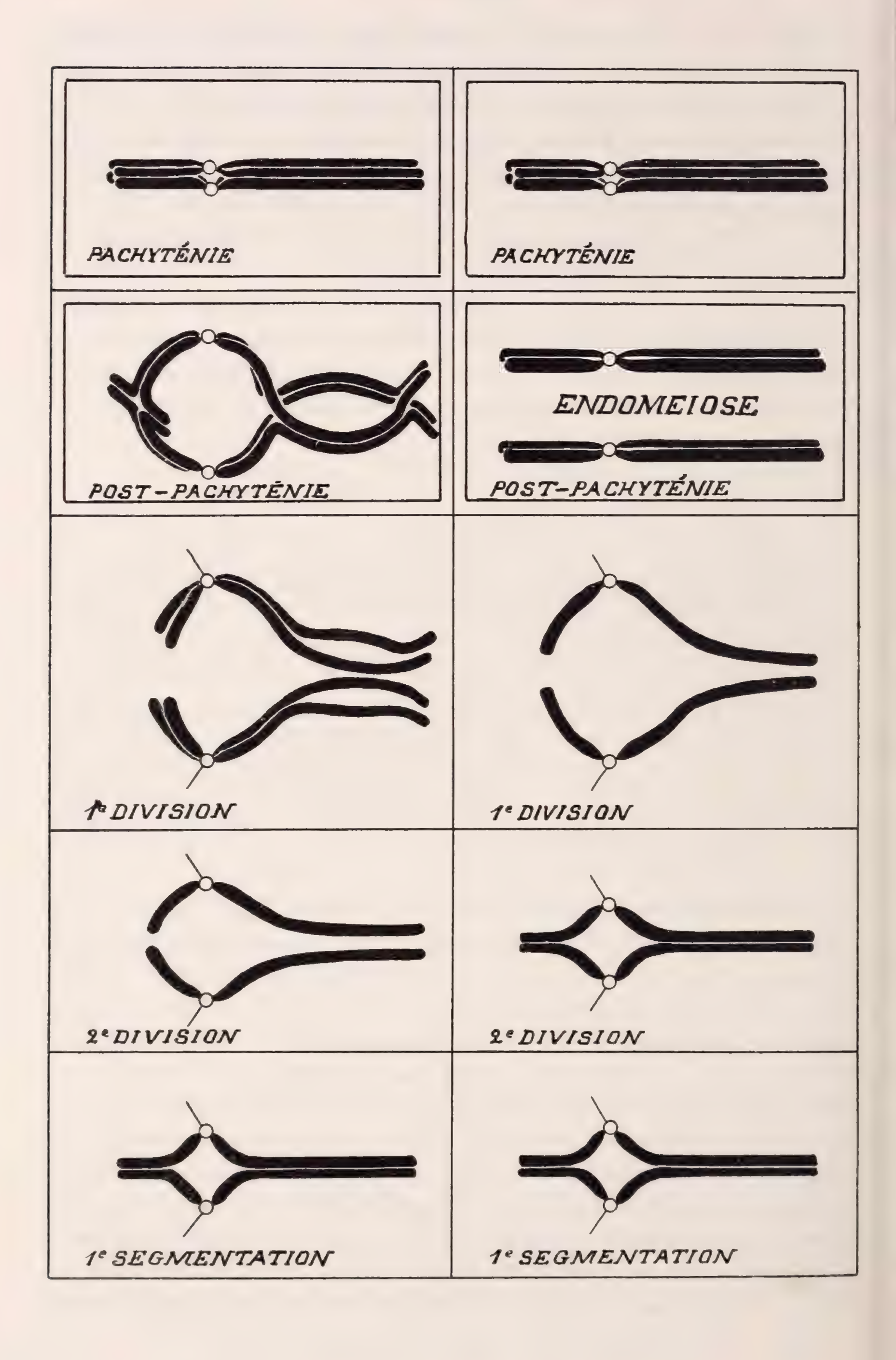
Chapitre V

ORIGINALITÉ DU CAS ET PROBLÈMES SOULEVÉS

A. La signification des deux divisions de maturation.

> « ... et Pehani... chez *Carausius* ont observé que l'œuf des Phasmides émet *deux* globules polaires, et que... les deux divisions de maturation s'effectuent avec le nombre *diploïde*... On ne saurait admettre, sans vérification sérieuse, ce fait si exceptionnel dans le règne animal. » Vandel, 1931.

Si les résultats de Pehani ont paru si extraordinaires à Vandel, c'est en raison du ballast théorique dont, depuis Weismann, la question de la réduction est chargée. La vieille alternative — réductionnelle ou équationnelle ? — modèle de question mal posée, a pendant longtemps obscurci la question. Nous savons, grâce à Belling et à Darlington, que le dilemme est inexistant et que la première division est toujours réductionnelle pour le segment centromérique, que nous situerons, pour la commodité du rappel, en amont d'un premier chiasma; en aval de ce chiasma, la première division est équationnelle jusqu'au second chiasma à partir de quoi elle redevient réductionnelle et ainsi de suite. A la deuxième mitose, il y aura simplement scission selon le plan de chaque segment qui n'a pas été utilisé à la première cinèse. Chacune des deux divisions


PACHYTÉNIE
PACHYTÉNIE
POST-PACHYTÉNIE
ENDOMEIOSE
POST-PACHYTÉNIE
1e DIVISION
1e DIVISION
2e DIVISION
2e DIVISION
1e SEGMENTATION
1e SEGMENTATION

est donc à la fois réductionnelle et équationnelle pour une tétrade donnée dès qu'il existe, ne serait-ce qu'un seul chiasma.

Que se passe-t-il alors chez *Pycnoscelus* ? Les schémas 6 et 7 répondent à la question. Dans le schéma 6, p. 75, nous voyons tout d'abord que, pour les organismes à reproduction bisexuée, la division selon **PR** se fait à la première cinèse (si l'on considère seulement le segment renfermant le centromère); celle selon **PE** intervient à la deuxième; celle selon **TS** à la première cinèse de segmentation. Dans le cas de *Pycnoscelus*, la division **PR** est effective lors de l'endomeiose; les mitoses de maturation se déroulent par conséquent en utilisant les plans de scission **PE** et **TS** ; la première cinèse de segmentation nécessitera un clivage nouveau. Dans l'ancienne terminologie, nous dirons que les deux divisions de maturation sont équationnelles. Et elles le sont vraisemblablement puisque, chez *Pycnoscelus*, il ne se forme pas de chiasmas.

Du point de vue centromérique (sch. 7), ceci signifie que, si dans le cas habituel il y a deux divisions du kinétochore de la pachyténie à l'anaphase de la première mitose de segmentation, il y en a trois (au moins) chez notre Blatte. Les faits observés s'expliquent donc aisément en faisant intervenir la notion d'« anticipation centromérique » qui nous fournit une interprétation purement cytologique.

A un autre point de vue, il n'est pas interdit de supposer que la persistance de deux divisions, dans la maturation, indique une parthénogénèse d'origine récente.

Enfin, l'examen de la figure demi-schématique (sch. 8, p. 84) suggère une troisième explication: on remarquera que la cinèse de maturation a des dimensions géantes par rapport aux autres types de divisions. La comparaison de **B** avec **A** et **C** impose à l'esprit la nécessité d'une réduction quantitative de la substance chromosomique. Tout se passe comme si, inversément à la classique relation nucléo-plasmique, il existait un rapport plasmo-nucléaire; comme si, au cours du grand accroissement, l'hypertrophie cytoplasmique

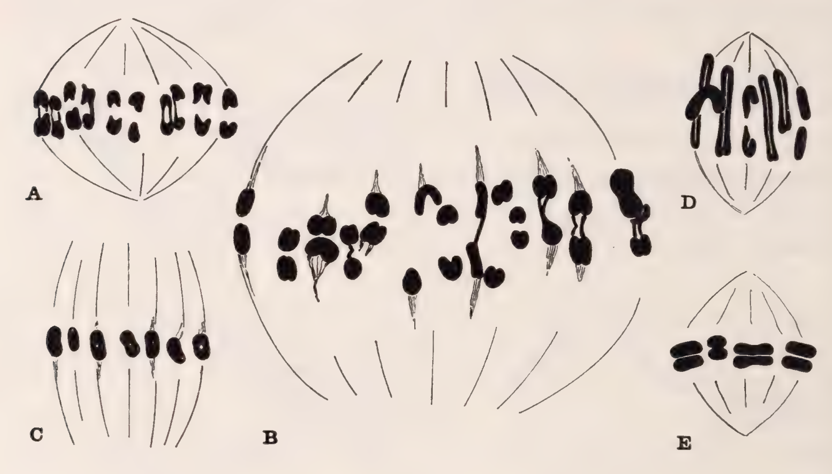
---

Sch. 7.

Le comportement d'un bivalent pachytène, à gauche, dans le cas général de reproduction bisexuée, à droite chez *Pycnoscelus*. De la pachyténie à l'anaphase de la 1re division de segmentation, le centromère se divise deux fois dans une méiose de type habituel, trois fois chez *Pycnoscelus*. Les stades encadrés se déroulent sous membrane nucléaire.

avait entraîné une hypertrophie chromosomiale, ramenée à la norme par la rapide succession de deux divisions.

Il va sans dire que ces trois interprétations ne s'excluent nullement, mais se complètent. Pour nous en tenir à la plus certaine, la première, nous voyons que le seul problème consiste à comprendre les causes de l'anticipation centromérique. C'est ce que nous tenterons dans le dernier paragraphe de ce chapitre.



Sch. 8.

Les types de divisions de *Pycnoscelus* dessinés à la même échelle. A. Cinèse ovogoniale; B. Femelle: 1re division de maturation; C. Femelle: 2e division de maturation; D. Mâle: 1re division de maturation; E. Mâle: 2e division de maturation.

B. Le cas des Phasmides.

Il existe un seul exemple de conditions comparables à celles de *Pycnoscelus*, exemple qui nous est offert par certains Phasmides. Parmi ces derniers, nous devons d'ailleurs distinguer deux cas.

1. Il y a deux divisions de maturation, toutes deux avec le nombre haploïde de chromosomes. Des processus automictiques rétablissent la diploïdie. Cette éventualité se rencontre chez la plupart des espèces à parthénogénèse facultative, mais aussi chez *Bacillus rossii*, purement thélytoque, et qui a été particulièrement étudié. Von Baehr (1907) a constaté, pour cette espèce, les faits suivants: peu avant la maturation, il y a 18 à 20

chromosomes qui doivent être considérés comme des tétrades. Il se produit alors une première division, à l'équateur de laquelle von Baehr compte, avec difficulté en raison d'un dédoublement précoce de certains éléments, 17 à 18 bivalents. Après expulsion du premier polocyte, survient la deuxième mitose, dont la métaphase, rarement observée parce que d'accomplissement rapide, montre 20 chromosomes environ. Ces résultats sont très clairs: nous savons par Cappe de Baillon et ses collaborateurs (1937) que, chez *Bacillus rossii*, le nombre diploïde est égal à 36. Par conséquent, il est certain que les divisions de maturation se déroulent avec le nombre haploïde de tétrades et de dyades. Comme von Baehr souligne expressément qu'il n'y a pas de fusion du second polocyte avec le noyau ovulaire, les processus automictiques doivent apparaître au cours des phases initiales de la segmentation et le cas serait ainsi tout à fait comparable à celui des *Solenobia* de Seiler. La réduction s'opérant comme dans les formes bisexuées, on peut s'attendre à une disjonction mendélienne typique, ce que Fryer (1913) a noté chez une espèce thélytoque *Cuniculina cuniculus*. Les phases du petit accroissement de *Bacillus rossii* ont été suivies par Pehani (1924) qui décrit un cours parfaitement normal jusqu'à la zygoténie. Plus tard, les chromosomes sont «in Körnchen zerfallen», ce qui n'a pas permis d'observer la diacinèse et la formation des tétrades. Ceci n'a rien d'étonnant puisque, dans l'ovogénèse des Orthoptères, la pachyténie est normalement suivie d'un stade confus. Ajoutons enfin, pour compléter les renseignements cytologiques relatifs à *Bacillus rossii* que Cappe de Baillon et Vichet (1939) ont eu l'occasion d'étudier un mâle accidentellement apparu: cet individu présentait 32-36 éléments chromatiques dans ses spermatogonies, 16-18 dans les cinèses réductionnelles; il s'agit probablement d'un mâle normal et non d'une femelle intersexuée, encore que Cappe de Baillon ait été intrigué par le nombre pair de chromosomes spermatogoniaux, fait qui s'expliquerait en admettant que nous avons affaire à une femelle génotypique.

2. Chez certains *Carausius* le cycle chromosomique est semblable à celui de Bacillus. Chez d'autres, il y a deux divisions de maturation diploïdes. Nous devons à Cappe de Baillon et à ses collaborateurs (1934-1937) une belle série de recherches sur les Phasmides de ce genre. Notons tout de suite que la systé-

matique du groupe est très insuffisamment connue et que l'attribution des diverses formes à une espèce donnée est souvent impossible en raison d'un polymorphisme étendu et du manque de précision des critères spécifiques. Si nous faisons abstraction du *C. rotundato-lobatus*, dont le mâle, étudié par FAVRELLE (1934) ne possède que 21 grands chromosomes, c'est que cette espèce n'est probablement pas un *Carausius s. s.* mais doit être, d'après FAVRELLE, affectée au genre *Greenia*. Restent alors, outre *C. morosus*, trois espèces: *C. juvenilis*, *C. theiseni*, *C. furcillatus*.

C. juvenilis, normalement bisexué, possède, chez le mâle, 41 chromosomes à l'état diploïde (FAVRELLE, 1934); le nombre haploïde est de 21 et la digamétie de type **XO**.

C. theiseni, toujours parthénogénétique, renferme, dans ses cellules, 39-45 chromosomes, les valeurs les plus fréquentes étant 40 et 42. Il existe deux chromosomes punctiformes, toujours faciles à mettre en évidence, et qui prouvent la diploïdie de l'espèce.

C. furcillatus, très voisin, peut-être identique à *C. morosus*, est, lui aussi, constamment parthénogénétique. L'insecte est très intéressant au point de vue chromosomique: voici un résumé des constatations faites à son sujet par CAPPE DE BAILLON. Des ♀♀ provenant d'une première station (« Sentier Levinge ») montraient: en 1932, 67-73 chromosomes; en 1934, 64-70; trois chromosomes sont distinctement en **V**.

Une seconde station (« Shembaganur ») livre des Phasmes qui ont 60-72 chromosomes, dont 3 **V**. Parmi les descendants, phénotypiquement variables, CAPPE DE BAILLON observe une augmentation, puis une stabilisation, dans le nombre des chromosomes: c'est ainsi que des ♀♀ donnant des descendants strumeux et à 10^e^ urotergite normal, montrent: en 1932, 92-97 chromosomes; en 1933, 89-91; en 1934, 87-89. Alors que les ♀♀ mères de filles strumeuses à 10^e^ urotergite bilobé renferment: en 1932, 97-100 éléments; en 1933, 85-88; en 1933 encore, 89-91; en 1934, 85-88.

CAPPE DE BAILLON admet alors que, par rapport aux espèces précédentes, *C. furcillatus* est un triploïde (individu possédant 64-73 chromosomes) ou un tétraploïde (individu de la lignée ayant atteint le maximum de 92-100, progressivement revenus à 85 chromosomes, environ).

Avant d'aller plus loin, fixons la formule schématique que devraient posséder les polyploïdes de *Carausius: C. juvenilis* a

41 chromosomes chez le ♂, soit 42 chez la ♀. L'assortiment haploïde est donc 21, ce qui donne: 63 pour le triploïde, 84 pour le tétraploïde.

Passons maintenant à *C. morosus*, le plus répandu des Phasmes: en Europe, l'espèce, introduite il y a un quart de siècle par Pantel, est pratiquement toujours parthénogénétique, alors que le comportement primitif n'est pas absolument certain: « On ne sait pas très bien, en effet, ce qui se passe dans la nature car, dans la ponte d'une femelle de cette espèce capturée en pleine campagne, Pantel et de Sinety ont observé une proportion médiocre de femelles pures, un grand nombre de gynandromorphes à tous stades et un certain nombre de mâles purs. » (Chopard, 1938.)

Peu de mâles ont été soumis à des investigations cytologiques: Pehani (1925) n'a disposé que de deux individus dont l'état de conservation était insuffisant. Cappe de Baillon et Vichet n'ont publié qu'une brève note (1939) fixant le nombre de chromosomes à 64-68. Etant donné que l'apparition d'intersexués est relativement fréquente dans la descendance de *C. morosus*; étant donné encore que, dans d'autres genres de Phasmes *(Clonopsis, Leptynia)* les ♂♂ accidentels sont fonctionnellement inaptes, il est tentant d'admettre que les ♂♂ d'apparence normale qui apparaissent de temps en temps ne sont en réalité que des intersexués.

Qu'en est-il de la femelle ? Cappe de Baillon lui attribue 64 à 74 éléments, le nombre triploïde schématique étant, nous l'avons vu, de 63. Deux auteurs seulement ont étudié l'ovogénèse. Nachtsheim (1923) n'a communiqué qu'une note brève, dont j'extrais le passage le plus significatif: « ... Weibchen und Männchen diploid sind. Die Eier bilden zwei Richtungskörper, behalten aber die diploide Chromosomenzahl bei, bezw. verdoppeln die haploide Zahl wieder. » Si, ce qui n'est pas douteux, le « bezw. » n'ouvre pas une alternative, mais précise le sens de la phrase, Nachtsheim admet donc que les divisions de maturation se font avec le nombre haploïde, ce qui postule l'existence de processus automictiques. Le cas serait donc identique à celui de *Bacillus rossii*. En l'absence de tout document, il est difficile de se faire une opinion sur la valeur des observations de Nachtsheim. Cependant, lorsque, en 1924, puis en 1925, Pehani aboutit, étudiant le même matériel, à des conclusions toutes différentes, Nachtsheim se tut et n'a jamais publié ses recherches *in extenso*, ce qui donne à penser qu'il n'était pas suffi-

samment certain de ses propres résultats pour les opposer à ceux de PEHANI, ou bien qu'il s'est rallié aux vues de ce dernier.

PEHANI (1925) a suivi le cours de l'ovogénèse: les mitoses ovogoniales et folliculaires renferment « etwas über 60 Chromosomen », nombre diploïde. Durant la première période d'accroissement, il observe des noyaux qui ressemblent beaucoup à ceux que j'ai figurés chez *Pycnoscelus;* sa figure 13, en particulier, manifeste l'existence de prochromosomes préleptotènes massifs. Les figures de zygoténie abondent et montrent nettement une association parallèle des chromosomes. Un peu plus tard, certains filaments sont plus épais que les autres. La pachyténie, facile à observer, est suivie d'une strepsiténie, à mon avis très peu caractéristique: les noyaux strepsitènes figurés étant encore nettement pachytènes. Dans deux cas seulement, PEHANI dit avoir rencontré un stade diacinétique, interprétation qui me paraît incorrecte: la figure 20, singulièrement, doit se rapporter à une prophase ovogoniale; l'auteur affirme d'ailleurs que le nombre de chromosomes présents « beträgt weit mehr als die haploide Chromosomenzahl ». Il peut donc tout au plus s'agir de ce que j'ai appelé, chez *Saga pedo*, une pseudodiacinèse, le noyau étant diploïde. Le grand accroissement ne présente guère d'intérêt pour notre propos si ce n'est l'occasionnelle rencontre, lors des stades initiaux, de noyaux à gros éléments chromatiques bien distincts, et dont l'aspect est tétradique. L'auteur dit que ces noyaux se prêtent plus facilement encore à la numération que les noyaux diacinétiques, mais, chose étrange, il ne donne pas le résultat de la numération. D'après le contexte, il n'est pas douteux cependant que le nombre soit diploïde; parmi les chromosomes à ce stade, PEHANI observe constamment un groupe formé de cinq éléments, environ. La première division de maturation montre, avec une clarté parfaite, le nombre diploïde de chromosomes: les figures 28 et 30 mettent ce point hors de doute. La numération précise, assez difficile, aboutit à 62 et 64 éléments. Après expulsion du premier polocyte, une deuxième division s'opère, qui, elle aussi, aboutira à l'expulsion d'un polocyte. La figure 32 représente une métaphase II, assez mal fixée, dont les chromosomes manifestent un assez haut degré d'agglutination; cependant, « es kann ... kein Zweifel bestehen, dass wir es auch in der Metaphase der zweiten Reifeteilung mit der diploiden und nicht mit der haploiden Chromosomenzahl zu tun haben ».

En somme, abstraction faite de quelques points de détail relevés chemin faisant, et qui me paraissent douteux, les observations de Pehani sur *Carausius* ressemblent étonnamment aux miennes sur *Pycnoscelus*. Dans les deux cas, la diploïdie ovogoniale est suivie d'une zygoténie normale qui, semble-t-il, devrait entraîner la formation d'un nombre N de tétrades. Il n'en est rien, et c'est avec le nombre diploïde que se déroulent les deux divisions de maturation.

Il y a probablement un autre point de ressemblance entre *C. morosus* et *Pycnoscelus:* chez ce dernier, en dépit d'un nombre peu élevé de chromosomes, la détermination du nombre diploïde est difficile; lors de mes premières numérations (Matthey, 1942) j'avais abouti au chiffre 40, la difficulté étant, comme nous l'avons vu, imputable au dédoublement très précoce des éléments chromatiques. J'avoue très volontiers que si je n'avais eu la chance d'obtenir un mâle dont les cinèses haploïdes étaient d'un décompte aisé et sûr, je ne serais peut-être pas parvenu à une certitude complète par la seule analyse du matériel diploïde. Ce qui pose la question suivante: la variabilité observée dans la formule chromosomique de *Carausius* est-elle réellement inhérente au sujet d'étude, comme Cappe de Baillon, pour les Phasmides, et moi-même pour *Saga pedo*, l'avons admis jusqu'ici, tout en faisant remarquer que de telles anomalies ne sont pas incompréhensibles chez des organismes soustraits au rigoureux contrôle méiotique, ou bien ne s'agirait-il pas d'une illusion due au dédoublement anticipé ? Cette hypothèse n'est pas inconciliable avec les faits que nous révèlent les dessins de Cappe de Baillon: bien souvent, singulièrement dans le cas des *Carausius* du sentier Levinge, on voit des couples d'éléments semblables placés l'un à côté de l'autre (voir, par exemple, la figure 18 du travail de 1935). Je dois cependant reconnaître, après avoir examiné le profil des métaphases de *Carausius morosus* dans des préparations de cellules folliculaires fixées au Flemming et colorées au Feulgen, que l'anticipation centromérique ne semble pas se rencontrer dans ce matériel. Mes observations sont toutefois trop peu nombreuses encore pour que je puisse être tout à fait affirmatif sur ce point. D'autre part, la variation est souvent si étendue qu'il est impossible de ne pas y voir une qualité inhérente au matériel.

Ceci nous amène à nous demander si, comme le suppose Cappe de Baillon, les *Carausius* à nombres chromosomiques élevés sont des polyploïdes. Je résume brièvement ici les arguments qui sont

favorables à cette conception: 1) En partant des données fournies par *C. juvenilis* bisexué, espèce dont la femelle possède 42 chromosomes, on constate que les formes du groupe *C. morosus* ont le plus souvent de 64 à 73 chromosomes, ce qui est tout proche de la formule triploïde schématique 63; d'autre part, nous avons vu qu'une lignée de *C. furcillatus* renfermait, dans ses cellules, 85 à 89 éléments, valeurs voisines de celle qu'offrirait un tétraploïde théorique, 84.

2. Chez les *Carausius* présumés triploïdes, il y a trois grands autosomes en **U**; il y en a quatre chez les *Carausius* supposés tétraploïdes.

3. Chez un mâle de *Carausius* de Shembaganur, la formule diploïde est approximativement égale à 64; mais la spermatogénèse, aberrante, aboutit à des spermatides qui ont, soit 20, soit 21 chromosomes.

4. Dans les cellules présumées tétraploïdes, les plaques équatoriales, « au lieu d'être planes, sont formées de deux lots de chromosomes décalés l'un par rapport à l'autre, ou situés dans deux plans se coupant à angle obtus ». En outre, beaucoup de divisions sont très inégales.

Ces arguments forment un faisceau puissant et je me rallie volontiers à la conception de Cappe de Baillon. Quelques réflexions sont cependant permises: ayant eu beaucoup de peine à décompter les **V** de *Saga pedo*, insecte qui, avec ses 68 chromosomes, offre des conditions d'analyse comparables avec celles des Phasmes, plus aisées même, car la taille des cellules est plus grande, je me demande si l'existence des 3 ou 4 **V** est absolument hors de doute. Si je suis poussé à poser cette question c'est, d'une part, qu'il est difficile de concevoir qu'un insecte triploïde fasse une zygoténie normale (Pehani), d'autre part, et surtout, en raison du cas de *C. theiseni*. Je m'explique: dans son travail sur la spermatogénèse des Phasmes, Favrelle (1934) s'est demandé si l'évolution du groupe pouvait être interprétée dans le cadre des idées de Robertson sur la formation des chromosomes en **V**. Après examen, Favrelle renonce à cette hypothèse, d'abord parce qu'il ne retrouve pas tous les critères que Robertson attribue aux « véritables » **V**, ensuite parce qu'il est impossible d'admettre les homologies chrosomiques que réclamerait la théorie en cherchant à l'appliquer, par exemple au cas des *Greenia* et des *Sipyloidea*. En ce qui concerne le premier

point, il ne faut pas oublier que Robertson a travaillé sur un matériel extraordinairement favorable et que tous ses critères de la bivalence des **V** ne se rencontrent pas dans tous les groupes où la conception s'est révélée féconde (voir par exemple mes travaux sur les Sauriens). La deuxième objection ne me semble pas valable: Favrelle a appliqué l'hypothèse de Robertson à sept espèces appartenant à quatre tribus distinctes, donc à un matériel phylétiquement très disparate. Or, il est hors de doute que la conception robertsonienne se vérifie, généralement, dans des groupes systématiques restreints: prenons, par exemple, le cas du genre *Greenia* (tout proche des *Carausius*) et celui des *Carausius s. s. Greenia rotundato-lobatus* possède (♀) 22 chromosomes, très grands, probablement tous en **V**. *Carausius juvenilis* montre 42 chromosomes, qui, le chromosome sexuel excepté, sont tous d'attachement terminal ou subterminal. La dérivation robertsonienne s'impose à l'observateur puisque la formule de *C. juvenilis*, exprimée en univalents, est exactement 44, soit le double de 22. Si nous passons maintenant de *C. juvenilis* à *C. furcillatus*, il est évident qu'une interprétation de type robertsonien est impossible, puisque, dans les deux cas, presque tous les chromosomes ont l'aspect univalent. Et l'on pourrait voir dans cette constatation un argument supplémentaire en faveur de la triploïdie. Mais alors, où placer *C. theiseni* ? L'espèce possède entre 39 et 45 chromosomes, la plus belle des quatre figures données en montrant 44. On pourrait, à la lecture de ce chiffre, supposer que *C. theiseni* est voisin de *C. juvenilis* à 42 éléments. Mais chez *C. juvenilis*, il n'y a que deux **V**, les hétérochromosomes, alors que chez *C. theiseni* il y en a (d'après les figures de Cappe de Baillon, 1934) probablement 22 !

Ceci veut dire qu'exprimée en éléments unitaires, la formule de *C. theiseni* est égale à 44 plus 22, soit 66 chromosomes, qu'elle est donc toute proche de celle des espèces du groupe *morosus-furcillatus*. Or, *C. theiseni*, comme le fait remarquer Cappe de Baillon, montre clairement dans ses cinèses *deux* chromosomes punctiformes, très faciles à identifier, et qui sont un indice de diploïdie !

En somme, si je voulais résumer ma pensée actuelle, je dirais que, tout en admettant très volontiers la vraisemblance de l'hypothèse de Cappe de Baillon, hypothèse qui suppose donc la polyploïdie, généralement la triploïdie des *Carausius* du groupe *furcil-*

latus, certains points demeurent d'une interprétation difficile et qu'il y a encore place pour une conception un peu différente des faits, conception que l'analyse des faits relevés chez *Pycnoscelus* va nous suggérer.

C. *Pycnoscelus* est-il un polyploïde ?

Admettons un instant que je n'aie pas eu la chance d'obtenir un mâle de *Pycnoscelus*. La triploïdie de l'espèce serait apparue comme très vraisemblable, en faveur de quoi j'aurais pu invoquer les arguments suivants: 1. L'espèce bisexuée très voisine, *Leucophaea maderae*, possède 24 chromosomes; le chiffre observé chez *Pycnoscelus* (1938) est donc très proche de celui que compterait un triploïde schématique, c'est-à-dire 36; 2. Le cas semble très analogue à celui de *Trichoniscus provisorius* chez lequel Vandel (1928) a prouvé l'existence d'une race bisexuée diploïde à 16 chromosomes et d'une race parthénogénétique triploïde à 24 éléments. Il s'apparente également au comportement mis en évidence par Cappe de Baillon chez les Phasmides.

Quant aux faits relatifs à la méiose, ils seraient encore compréhensibles en admettant que la zygoténie n'est qu'illusoire: le bouquet serait formé d'univalents dont la fissuration, en faisant apparaître des filaments doubles, provoquerait des aspects évocateurs d'une association des homologues.

Cet édifice logique est évidemment insoutenable: le mâle de *Pycnoscelus* nous a montré une méiose impeccable de régularité et au cours de laquelle les 37 chromosomes se muent en 18 tétrades accompagnées de l'**X** univalent. Il est donc absolument exclu que notre Blatte soit un triploïde.

Serait-elle un tétraploïde, combinaison compatible avec une méiose normale ? Certainement non: si nous prenons *Leucophaea* comme base, le tétraploïde posséderait 48 chromosomes, soit 10 de plus que *Pycnoscelus*. D'autre part, les ♂♂ tétraploïdes montreraient, non pas un, mais deux chromosomes **X**. Même en supposant la perte de l'un des **X**, l'hypothèse ne serait pas satisfaisante, car le rapport hétérochromosomes/autosomes serait alors altéré dans le sens de l'hypermasculinité, génératrice d'individus stériles, ce qui ne semble pas avoir été le cas du mâle observé, producteur d'un grand nombre de spermatozoïdes. Et si l'on voulait encore présumer

la fusion des deux **X** en un **X** « compound », la forme en **V** de l'hétérochromosome étant le témoignage de cette fusion, on s'abuserait puisque chez toutes les Blattes cytologiquement observées l'hétérochromosome a la forme d'un **V**.

Pycnoscelus n'est donc pas un polyploïde, au sens habituel de ce terme. Pouvons-nous alors nous expliquer pourquoi il est doté de 38 chromosomes, alors que *Leucophaea*, très voisin, n'en a que 24 ? Un mécanisme robertsonien n'est pas improbable: certes, les dessins de Morse (1909) semblent montrer que tous les chromosomes de *Leucophaea* sont en **V**, encore que les deux seules figures du travail ne permettent pas d'être absolument affirmatif à cet égard. Chez *Pycnoscelus*, l'examen des cinèses diploïdes m'a permis d'admettre qu'il y avait, outre les deux hétérochromosomes, 10 éléments à attachement médian. Mais l'étude des mitoses de maturation démontre que tous les autres chromosomes sont sub-médians ou sub-terminaux et il est difficile de faire entrer ces éléments dans notre petit calcul qui aboutirait à un « nombre fondamental » de 50 chromosomes pour *Pycnoscelus*, 48 pour *Leucophaea*, approximation assez satisfaisante.

Je serais plutôt enclin à invoquer une polysomie portant sur 6 paires d'homologues: *Pycnoscelus* serait un polyploïde partiel, 7 chromosomes étant représentés deux fois, et 6 quatre fois (d'autres combinaisons seraient évidemment possibles).

L'hypothèse de la polysomie, appliquée aux Phasmes, a d'ailleurs été entrevue par Cappe de Baillon (1938) dont je donne ici quelques citations: « La polysomie... est à peu près générale; la diploïdie n'est presque toujours qu'approchée, la formule oscillant légèrement autour du nombre type... l'haploïdie du *Menexenus armatus* et la polyploïdie du *Carausius furcillatus* s'accompagnent elles-mêmes de polysomie ». Et plus loin: « Plutôt que de faire rentrer de telles oscillations dans les cadres rigides de la polyploïdie, ou même de la polysomie, il vaut mieux parler... de déséquilibre cellulaire... Cet état... est instable et le demeure pendant l'établissement progressif d'un nouvel équilibre ». En mettant ainsi l'accent sur la polysomie et non sur la polyploïdie, nous pouvons alors réduire la plupart des difficultés rencontrées: les trois autosomes en **V** du *C. furcillatus* et les deux chromosomes punctiformes de *C. theiseni* ne nous apparaissent plus comme prouvant la triploïdie de l'un, la diploïdie de l'autre, la contradiction qui nous empêchait d'homo-

loguer cytologiquement deux espèces si voisines est supprimée; certains éléments peuvent être trisomiques, d'autres demeurant diploïdes.

D. Polyploïdie et parthénogénèse.

Rappelons brièvement quelques définitions. Les allopolyploïdes résultent de la juxtaposition, dans un même noyau, de garnitures chromosomiques empruntées à deux espèces différentes. Ce qui se produit par le mécanisme d'un croisement interspécifique. Mais les individus ainsi produits sont inféconds puisqu'ils ne peuvent former des gamètes équilibrés, à moins que ne survienne une endomitose assurant le redoublement des deux lots. Ce processus, très important facteur de l'évolution en botanique, a tout d'abord été mis en évidence par Ernst (1918) et aboutit à la formation d'espèces nouvelles. L'endomitose, événement incertain, peut se produire plus ou moins vite: on conçoit que les plantes qui, grâce à leur reproduction asexuée sont capables de se reproduire en absence de gamètes féconds et de « tenir », montrent fréquemment un phénomène qui est en somme inconnu chez les animaux. Suomalainen (1940) est le seul auteur qui attribue une origine hybride à certaines espèces parthénogénétiques de Curculionides. Il défend son hypothèse en se basant sur le groupement gonomérique très net observé à la métaphase de l'unique division de maturation. Il va sans dire que dans ce cas la polyploïdie n'est pas indispensable à la vie de l'espèce puisque les organismes en question se reproduisent sans fécondation.

Ce cas mis à part, c'est l'autopolyploïdie qui intéresse le zoologiste. L'autopolyploïde possède un nombre de chromosomes qui est un multiple du nombre haploïde. Si ce multiple est pair (artiopolyploïde) une méiose normale est possible; le multiple est-il impair (périssopolyploïde) un appariement normal est impossible et il se forme des gamètes déséquilibrés, d'où stérilité. Il n'est donc pas surprenant que les seuls cas connus de périssoploïdie se ren-

---

Sch. 9.

Comportement d'un seul (Diploïde, *Pycnoscelus*) ou de deux chromosomes non homologues (Tétraploïde) au cours de la mitose et de la méiose. La comparaison des trois types montre bien que *Pycnoscelus* est un « tétraploïde potentiel ».

DIPLOÏDE	PYCNOSCELUS	TÉTRAPLOÏDE
PRO. 1		
PRO. 2		
MÉTA.		
ANA.		
TÉLO.		
LEPT.		
PACHYT.		
POST-PACHYT.		
1e DIV.		
ANA. 1e DIV.		
2e DIV.		

contrent chez des formes parthénogénétiques; mais ces dernières nous offrent également de bons exemples d'artioploïdie.

Je n'ai pas l'intention d'énumérer ici ou d'analyser les cas les plus célèbres (*Solenobia*, *Trichoniscus*, *Artemia*, Curculionides); le lecteur trouvera d'excellents exposés à ce sujet dans le livre de Vandel (1931) et dans le beau travail de Suomalainen (1940). Ce qu'il y a d'intéressant à retenir, c'est que, dans tous les exemples précités, ce sont les processus automictiques qui jouent un rôle de premier plan dans l'établissement et dans le maintien de la polyploïdie. C'est ainsi que, chez les *Solenobia*, les recherches classiques de Seiler (mise au point, 1943), montrent le retour au nombre caractéristique de chromosomes assuré, dans les races parthénogénétiques diploïde et tétraploïde, par une fusion des premiers noyaux de segmentation, le même résultat étant atteint, chez *Artemia*, par l'union du second polocyte avec le pronucléus de l'œuf.

Or, chez *Pycnoscelus*, auquel nous avons dénié la qualité de polyploïde, « au sens habituel du terme », nous voyons apparaître une possibilité toute différente de polyploïdie. Les tendances automictiques sont ici peu importantes et la constante cytologique la plus fréquente, c'est l'anticipation centromérique. Dans la figure (sch. 9) je compare le comportement des chromosomes mitotiques et méiotiques de *Pycnoscelus*, d'une part avec celui d'un diploïde bisexué, d'autre part avec celui d'un tétraploïde. Nous voyons immédiatement que, lors de la mitose, le chromosome anaphasique de *Pycnoscelus*, déjà clivé, est en somme l'équivalent de deux chromosomes ordinaires. A la méiose, un seul chromosome de *Pycnoscelus* fournit à l'anaphase de la première division de maturation ce que fournissent deux chromosomes, dans le cas habituel.

Les prestations d'un seul chromosome de notre Blatte sont donc comparables à celles que fournissent normalement deux chromosomes; tout se passe comme si *Pycnoscelus* possédait, non pas 38, mais 76 éléments. Ce comportement si spécial me semble mériter une dénomination: je parlerais volontiers, dans le cas qui nous occupe et dans les cas analogues, d'une polyploïdie potentielle, dont la cause profonde est l'anticipation centromérique.

E. Origine de la parthénogénèse de *Pycnoscelus*.

Que savons-nous de *Pycnoscelus surinamensis* dans son habitat normal, qui est, comme Roeser (1940) l'a montré, la totalité des régions équatoriales du globe comprises entre les deux tropiques ? Au point de vue biologique, très peu de choses: Rehn et Hebard (1927) signalent que l'adulte se rencontre sous les pierres et les détritus, alors que les larves sont franchement fouisseuses et, d'après Caudell (in Chopard, 1938) de mœurs sub-aquatiques.

La distribution géographique et les variations de la « sex-ratio » dans la zone tropicale nous intéressent tout spécialement. J'ai cherché à réunir le plus grand nombre de données possibles sur ce point, mais, en raison de la malice des temps, je n'ai pu recevoir les renseignements que je désirais que des Musées de Bâle, de Zurich, de Paris, ainsi que du « Deutsches Entomologisches Institut » de Berlin, établissements dont je remercie les directeurs, MM. les Drs Handschin, Schneider-Orelli, Chopard et Sachtleben.

Les matériaux conservés dans les musées peuvent d'ailleurs donner une idée erronée sur la proportion réelle des sexes: les ♂♂ des Blattes étant souvent plus petits, plus agiles, et aussi de moindre longévité que les ♀♀, les collections montreront souvent un excédent de celles-ci. Pour chercher à préciser quelle peut être l'importance de cette cause d'erreurs, j'ai relevé, dans la monographie de Rehn et Hebard sur les Blattes des Antilles, la proportion sexuelle des espèces bisexuées appartenant à la même sous-famille que *Pycnoscelus (Panchlorinae)*. Voici les résultats de ce pointage:

Leucophaea maderae . . .	24 ♀♀	13 ♂♂
Panchlora cubensis	19 ♀♀	19 ♂♂
Panchlora sagax	18 ♀♀	15 ♂♂
Soit	61 ♀♀	47 ♂♂

La proportion est donc voisine de 5 ♀♀ pour 4 ♂♂. Par prudence, nous prendrons comme base d'estimation le rapport offert par *L. maderae* (2 ♀/1 ♂) et admettrons que ce rapport peut encore correspondre à une sex-ratio normale dans la nature.

L'étude des documents reçus des musées énumérés ci-dessus, et auxquels j'ajoute les relevés de Rehn et Hebard (1927), de Hebard

(1929) et de Davis (1919), laisse apparaître une spanandrie tout à fait remarquable.

Afrique continentale	58 ♀♀	—
Iles africaines de la côte ouest . . .	29 ♀♀	—
Madagascar et îles voisines	49 ♀♀	2 ♂♂
Asie continentale	47 ♀♀	27 ♂♂
Iles de la Sonde	70 ♀♀	26 ♂♂
Australie continentale	2 ♀♀	1 ♂
Iles australiennes, Papouasie	30 ♀♀	1 ♂ (Honolulu)
Amérique du Sud et centrale Antilles	158 ♀♀	—
Soit	443 ♀♀	58 ♂♂

Nous constatons que *Pycnoscelus* est représenté par des ♀♀ seulement dans la totalité de ses aires continentales africaine et américaine. La seule région du monde où le mâle apparaît normalement est constituée par l'Asie tropicale, les îles de la Sonde et probablement l'Australie. Il est alors intéressant de préciser le comportement de l'espèce dans cette zone où la bisexualité semble de règle.

Indes et Bengale	32 ♀♀	19 ♂♂
Annam, Tonkin, Birmanie	15 ♀♀	8 ♂♂
Ceylan	1 ♀	—
Japon	6 ♀♀	—
Formose (Musée de Bâle)	? ♀♀	? ♂♂
Java	35 ♀♀	9 ♂♂
Sumatra	21 ♀♀	16 ♂♂
Bornéo	11 ♀♀	—
Célèbes	3 ♀♀	1 ♂
Lombok	1 ♀	2 ♂♂
Timor	? ♀♀	—
Australie du Nord	2 ♀♀	1 ♂
Soit	127 ♀♀	56 ♂♂

A l'est du continent australien, la disette de ♂♂ réapparaît, l'unique individu de ce sexe provenant de Honolulu, alors que je n'ai à signaler que des ♀♀ pour les îles Loyalty, les Nouvelles-Hébrides, les îles Salomon, la Nouvelle-Calédonie et Samoa.

Remarquons que, dans la zone bisexuée, la sex-ratio est déjà inférieure à la valeur minimum que nous avions fixée (2 ♀/1 ♂) puisqu'elle atteint 2,2 ♀♀ pour 1 ♂. Cette constatation est en con-

tradiction avec une assertion de HEBARD (1929): « ... in Malaysia males are quite as often encountered as females... » basée sur une série d'individus récoltés, du sud de la péninsule malaise jusqu'à Sumatra, et qui comprenait 15 ♂♂ et 18 ♀♀. Il serait évidemment très désirable de disposer de statistiques portant sur un plus grand nombre d'exemplaires: les documents réunis ici semblent pourtant parler déjà en faveur d'une spanandrie tout au moins relative dans la zone de bisexualité.

En dehors de cette zone, la spanandrie est totale, si ce n'est l'apparition sporadique de quelques ♂♂ (Madagascar, Honolulu), ♂♂ qui sont peut-être aussi rares que l'exemplaire de DAVIS (1919) apparu au Jardin zoologique de New-York ou que celui trouvé par moi en Suisse.

Nous pouvons maintenant nous demander si la région où les deux sexes se rencontrent correspond au berceau de l'espèce: il semble probable qu'il en est ainsi: bien que la sous-famille des *Panchlorinae* comprenne, sur les 17 genres qui la composent, 9 genres de l'Amérique tropicale, REHN et HEBARD (1927) admettent que ces Blattes sont originaires de l'Ancien Monde. Il est donc logique de faire coïncider la zone bisexuée avec le centre d'apparition de l'espèce qui, tout en étendant son habitat vers l'est et vers l'ouest, est devenue parthénogénétique.

Quelle est alors l'origine de cette parthénogénèse ? Si, dans son allure générale, elle évoque la parthénogénèse géographique de VANDEL, il lui manque le critère le plus certain de celle-ci, la représentation par deux races, l'une bisexuée diploïde, l'autre thélytoque polyploïde. Que *Pycnoscelus* ne soit pas un polyploïde est un point que je pense avoir solidement établi.

Reste alors l'hypothèse d'une polysomie géographique (dont la polyploïdie est au fond un cas extrême), hypothèse dont il sera vain de discuter aussi longtemps que la cytologie d'individus de provenance indo-malaise nous restera inconnue. Lorsque les échanges internationaux auront repris, je me promets d'élucider ce point.

Et si nous nous demandons maintenant quel est le déterminisme de la polysomie, nous pouvons répondre que sa cause immédiate doit être recherchée dans l'anticipation centromérique. Ce dernier processus, résulte-t-il, à son tour, d'actions génétiques ou d'influences externes ? C'est une question à laquelle il n'est pas permis de répondre actuellement.

CHAPITRE VI

LA PARTHÉNOGÉNÈSE DES ORTHOPTÈRES

Le lecteur me saura peut-être gré si je résume, à la fin de ce travail, ce que nous savons actuellement de la parthénogénèse chez les Orthoptères. Ce groupe d'insectes, extrêmement vaste, a été remanié plusieurs fois par les systématiciens. Je suivrai ici la classification donnée par HANDLIRSCH dans le traité de zoologie de KÜKENTHAL (1926-1930), classification que je rappelle, en indiquant les groupes où la parthénogénèse a été constatée:

ORTHOPTÈRES (*s. l.*).

I. **Blattaeformia:**

1. *Blattariae* **P.**
2. *Mantodea* **P.**
3. *Isoptera*
4. *Zoraptera*
5. *Corrodentia* **P.**
6. *Mallophaga*
7. *Siphunculata*

II. **Orthoptera:**

8. *Saltatoria* **P.**
9. *Phasmida* **P.**
10. *Dermaptera*
11. *Diploglossata*
12. *Thysanoptera* **P.**

1. *Blattariae.* — Le seul cas connu est celui de *Pycnoscelus surinamensis*, sujet de ce travail. Biologiquement, l'insecte présente une parthénogénèse géographique. Cytologiquement, nous avons affaire à un « polyploïde potentiel », probablement polysomique. L'ovocyte subit deux divisions de maturation, qui, toutes deux, sont diploïdes.

2. *Mantodea.* — ADAIR (1924) a signalé l'existence d'une parthénogénèse facultative chez *Miomantis savignii.* Sur 51 ♀♀ vierges isolées, 8 ont produit un nombre normal d'oothèques. Beaucoup d'embryons et de jeunes meurent, mais quelques ♀♀ adultes ont été

obtenues. Bien que l'analyse cytologique n'ait pas été faite, il n'est pas douteux, me semble-t-il, que les œufs subissent une maturation normale, avec régulation ultérieure.

5. Parmi les Psoques, il existe de nombreuses espèces parthénogénétiques et thélytoques. Depuis plusieurs années, je cherche à établir le comportement chromosomique de nos *Caecilius*, matériel qui se révèle détestable et ne m'a pas fourni, jusqu'ici, une seule préparation utile.

8. *Saltatoria.* Fam. *Tettigoniidae.* — Une parthénogénèse accidentelle a été observée par Zacher (1928) chez *Phlugiola redtenbacheri*, par Eichler (1938), chez *P. dahlemica*, par Swezey (1929) chez *Xiphidiopsis lita.* Cappe de Baillon (1933) a obtenu dans un élevage de *Drymadusa fletcheri*, espèce chinoise normalement bisexuée, plusieurs larves parthénogénétiques dont quelques-unes évoluèrent en imagos. Le même auteur, étudiant les conditions cytologiques de la parthénogénèse accidentelle d'un *Leptophyes* (1939), a constaté l'émission de deux globules polaires puis la fusion des deux premiers noyaux de segmentation. L'explication vaut probablement pour les cas précédents.

Chez *Saga pedo* (Matthey, 1941) où la parthénogénèse thélytoque est le seul mode de reproduction, les phénomènes synaptiques font défaut. Il y a émission d'un seul polocyte, l'unique division de maturation montrant 68 chromosomes, nombre diploïde. La parthénogénèse est donc de type diploïde.

Fam. *Gryllidae.* — Le cas de *Myrmecophila acervorum* est classique, mais cytologiquement inexploré. Nous savons que ce commensal des Foumis se reproduit thélytoquement, les ♂♂ étant toujours d'une grande rareté. D'autres espèces, très voisines, ayant une *sex-ratio* normale, la parthénogénèse est probablement de type géographique. Chez un autre Grillon, *Loxoblemmus frontalis*, Ohmachi (1929), à la suite de croisements interspécifiques, a obtenu un certain nombre de larves femelles, de type maternel pur, et possédant 12 chromosomes, comme leur mère. Ohmachi suppose que les divisions réductionnelles n'ont pas eu lieu, hypothèse que les observations de Robertson (1930), comme celles de King et Slifer (1934) rendent très douteuse. Il y aura probablement eu régulation automictique d'une formule primitivement haploïde, le spermatozoïde étranger ayant joué un rôle activant.

Fam. *Acrididae.* — Chez des *Acrididae* américains appartenant aux genres *Apotettix* et *Paratettix*, NABOURS (1919), NABOURS et FOSTER (1925), puis ROBERTSON (1930) ont mis en évidence les faits suivants: dans le cas le mieux étudié *(Paratettix texanus)*, il s'agit d'une parthénogénèse accidentelle chez une espèce normalement bisexuée. Lorsqu'il y a fécondation, la *sex-ratio* est normale; la reproduction parthénogénétique donne par contre presque uniquement des ♀♀. ROBERTSON a admis que la seconde division de maturation n'avait pas lieu, ce qui, d'après KING et SLIFER, est très improbable: ces auteurs, après avoir relevé que la parthénogénèse accidentelle est très fréquente chez les Acridiens américains, ont étudié le mécanisme cytologique du phénomène chez *Melanoplus differentialis.* La méiose est normale et le nombre diploïde rétabli par processus automictique.

9. *Phasmida.* — Nous avons discuté le cas de ces Insectes dans un chapitre précédent. La parthénogénèse est soit diploïde (ou polyploïde), soit, peut-être (d'après Pehani), du type *Pycnoscelus.*

10. *Thysanoptera.* — Le travail de POMEYROL (1928) renferme une mise au point de la question. (Voir aussi VANDEL, 1931.) Chez de nombreux *Thrips*, les ♂♂ sont inconnus et la parthénogénèse constante est de règle. Habituellement, cette parthénogénèse est thélytoque et diploïde, POMEYROL ayant constaté l'expulsion d'un polocyte unique. Chez les *Parthenothrips*, JORDAN a admis l'existence d'une parthénogénèse cyclique, ce qui paraît peu vraisemblable à VANDEL, lequel, se basant sur les observations de SHULL, admet l'éventualité d'une parthénogénèse géographique.

Il existe enfin une espèce d'*Anthothrips* où règne une parthénogénèse arrhénotoque facultative du type Abeille. Il serait très désirable que le groupe soit repris dans son ensemble, les résultats mentionnés frappant par leur disparate, et le manque presque complet de documents cytologiques.

En résumé, si nous exceptons le cas des Phasmides et celui de *Pycnoscelus*, il est permis de dire que la parthénogénèse des Orthoptères est, dans l'immense majorité des cas, une parthénogénèse accidentelle, où la diploïdie est rétablie par l'intervention de processus automictiques.

Conclusions.

1. *Pycnoscelus surinamensis* L. est une Blatte se reproduisant bisexuellement en Indo-Malaisie, parthénogénétiquement en Amérique du Sud, en Afrique (?) et dans les serres d'Europe et des Etats-Unis où elle a été introduite.

2. Un mâle, apparu dans mon élevage, autorise les conclusions suivantes:

A. Le nombre diploïde est égal à 37 (36 plus **X**).

B. La méiose est normale jusqu'à la pachyténie et aboutit à la formation de 18 tétrades (plus l'**X** univalent).

C. La pachyténie est suivie d'un stade particulier de déconjugaison, les deux chromosomes d'une tétrade ne demeurant unis que distalement. Il n'y a pas de chiasmas.

D. L'**X** se comporte selon le schéma classique **X-O** avec préréduction. Les secondes cinèses montrent soit 18, soit 19 éléments.

E. La diploïdie est, en raison de ce qui précède, hors de doute.

3. L'étude des cinèses somatiques femelles et ovogoniales révèle l'existence de 38 chromosomes, dont 12, probablement, ont la forme de **V** symétriques.

4. L'ovogénèse permet de faire des constatations intéressantes:

A. Au cours de la phase de multiplication, les chromosomes revêtent des aspects variés et d'interprétation difficile. A un certain stade de la prophase, il y a conjugaison à distance de certains homologues déjà fissurés.

B. Les chromosomes leptotènes se différencient aux dépens de chromosomes préleptotènes massifs.

C. La pachyténie succède à une zygoténie normale avec stade en bouquet.

D. La pachyténie est suivie d'une déconjugaison complète des homologues *(endoméiose)*. Il n'y a pas de chiasmas.

E. Le grand accroissement se fait donc avec le nombre diploïde de chromosomes, point établi par l'observation directe.

F. Durant la fin du grand accroissement, le noyau subit des modifications intéressantes de forme et de position.

G. Immédiatement avant la maturation, on peut compter 38 chromosomes.

H. Il y a deux divisions de maturation, toutes deux diploïdes, et expulsion de deux polocytes, voués à la dégénérescence.

I. Le comportement des acides nucléiques se laisse interpréter en admettant la transformation réversible d'acide thymonucléique en acide zymonucléique.

K. Les chromosomes ne cessent jamais d'être visibles.

5. Tous les types de division montrent deux constantes cytologiques remarquables: l'anticipation centromérique et l'attraction terminale.

6. Essai d'interprétation sur ces bases: *Pycnoscelus* est un « polyploïde potentiel » et, vraisemblablement, un polysomique équilibré.

7. Discussion du cas des Phasmides.

8. Révision des cas connus de parthénogénèse chez les Orthoptères.

BIBLIOGRAPHIE

N. B. Dans la règle, les noms d'auteurs non suivis d'une date ne sont pas mentionnés dans cette bibliographie. Il s'agit alors soit d'auteurs très classiques, généralement anciens (Weismann, Herlant...), soit de références de seconde main. Dans ce dernier cas, la référence se trouve dans l'un de mes travaux cités ou bien dans l'ouvrage de Vandel (31).

1924. Adair, E. W. *On parthenogenesis in Miomantis savignii Sauss. (Ortho.).* Bull. Soc. r. entom. Egypte, 8.

1907. Baehr, W. B. von. *Über die Zahl der Richtungskörper in parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Bacillus rossii.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ont., 24.

1942. Barigozzi, C. *Sulla struttura dei cromosomi in nuclei iperploidi di Gryllotalpa gryllotalpa L.* Chromosoma, 2.

1939. Bauer, H. et Timoféeff-Ressowsky, N. *Vererbung und Vererbungscytologie von Drosophila in Schulversuch.* Der Biolog., 8.

1929. Belar, K. *Beiträge zur Kausalanalyse der Mitose.* II. *Untersuchungen an den Spermatocyten von Chorthippus (Stenobothrus) lineatus Panz.* Arch. Entwicklungsmech., 118.

1940. Brachet, J. *Etude histochimique des protéines au cours du développement embryonnaire des Poissons, des Amphibiens et des Oiseaux.* Arch. Biol., 51.

1940. —— *La localisation de l'acide thymonucléique pendant l'oogénèse et la maturation chez les Amphibiens.* Ibid.

1942. —— *La localisation des acides pentosenucléiques dans les tissus animaux et les œufs d'Amphibiens en voie de développement.* Ibid., 53.

1909. Buchner, P. *Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion.* Arch. f. Zellforsch., 3.

1939. Cappe de Baillon, P. *Sur la parthénogénèse des Tettigoniidae (Orthoptères).* C.R. Acad. Sc. Paris, 208.

1939. —— et de Vichet, G. *La cytologie des mâles et l'hypothèse du rajeunissement périodique de la race par la fécondation, chez les Phasmes à parthénogénèse constante.* C.R. Acad. Sc. Paris, 209.

1934. ——, Favrelle, M. et Vichet, G. de. *Parthénogénèse et variation chez les Phasmes.* I. *Baculum artemis Westw., Carausius theiseni n. sp.* Bull. biol. France et Belgique, 68.

1935. —— *Parthénogénèse et variation chez les Phasmes.* II. *Carausius furcillatus Pant., Menexenus semiarmatus Westw.* Ibid., 69.

1937. —— *Parthénogénèse et variation chez les Phasmes.* III. *Bacillus rossii Rossi, Epibacillus lobipes Luc., Phobaeticus sinetyi Br., Parosibia parva Redt., Carausius rotundato-lobatus Br.* Ibid., 71.

1938. —— *Parthénogénèse et variation chez les Phasmes.* IV. *Discussion des faits. Conclusions.* Ibid., 72.

1928. Carothers, E. *The collodion method and serial sections.* Sc., 68.

1938. Chopard, L. *La biologie des Orthoptères.* Paris, 1938.

1933. Corey, H. *Chromosome studies in Stauroderus (an Orthopteron).* Journ. Morph., 55.

1937. Darlington, C. D. *Recent advances in Cytology.* London, 1937.

1919. Davis, W. *The males of the Roach, Pycnoscelus surinamensis.* Journ. N.Y. entom. Soc., 27.

1938. Eichler, W. *Lebensraum und Lebensgeschichte der Dahlemer Palmenheuschrecke Phlugiola dahlemica nov. sp. (Orthopt. Tettigoniid.).* Inaug. Diss. Neubrandenburg.

1918. Ernst, A. *Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich.* Iéna.

1905. Farmer, J. et Moore, J. *On the meiotic phase (reduction divisions) in Animals and Plants.* Journ. Micr. Sc., 48.

1931. Favre, R. *Contribution à l'étude des symbiotes (Blattabacterium cuenoti (Mercier) Holl. et Favre) du tissu adipeux des Blattes (Periplaneta orientalis L.).* Thèse Fac. Pharm. Montpellier.

1934. Favrelle, M. *Recherches sur la spermatogénèse des Phasmes.* Thèse Fac. Sc. Paris.

1913. Fryer, J. *Preliminary note on some experiments with a polymorphic Phasmid.* Journ. Genetics, 3.

1936. Gier, H. T. *The morphology and behavior of the intracellular bacteroids of Roaches.* Biol. Bull., 71.

1925. Haecker, V. et Eisentraut, M. *Über das Vorkommen von Überkreuzungsfiguren ausserhalb der Diakinese.* Zeitschr. indukt. Abstammungs-Vererbungslehre, 38.

1891. Heymons, R. *Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica L.* Zeitschr. wiss. Zool., 53.

1920. Hogben, L. *Studies on synapsis.* II. *Parallel conjugation and the prophase complex in Periplaneta with special reference to the premeiotic telophase.* Proc. Royal Soc. London, 91.

1940. Hughes-Schrader, S. *The meiotic chromosomes of the male Llaveiella taenechina Morrison (Coccidae) and the question of the tertiary split.* Biol. Bull., 78.

1935. Huskins, C. et Smith, S. G. *Meiotic chromosome structure in Trillium erectum L.* Ann. Bot., 49.

1924. Ito, H. *Contribution histologique et physiologique à l'étude des annexes des organes génitaux des Orthoptères.* Thèse Fac. Sc. Montpellier.

1937. Jeffrey, E. E. *The somatic chromosomes of Trillium.* Cytologia, Fujii jub. vol.

1941. Klingstedt, H. *Negative heterochromacy in Orthoptera chromosomes.* Mem. Soc. Fauna Flora fenn., 17.

1942. Krüger, F. *Die Möglichkeit der direkten Übertragung von Objekten aus Alkohol in Paraffin.* Zool. Anz., 137.

1939. Kuwada, Y. *Chromosome structure. A critical review.* Cytologia, 10.

1938. ——, Sinke, N. et Oura, G. *Artificial uncoiling of the chromonema spirals as a method of investigation of the chromosome structure.* Zeitschr. wiss. Mikrosk., 55.

1928. McNabb, J. *A study of the chromosomes in Meiosis, fertilization, and cleavage in the Grasshopper egg (Orthoptera).* Journ. Morph. Phys., 43.

1935. Margolena, L. *Lugol's solution for the Flemming triple stain.* Stain. Tech., 10.

1943. Mariani, A. *Sulla spiralizzazione dei cromosomi durante la meiosi maschile di Gryllotalpa gryllotalpa L..* R. Cl. Sc. fis. Real. Accad. Italia, S. 7, V. 4.

1940. Matsuura, H. et Haga, T. *Chromosome studies on Trillium kamtschaticum Pall.* VIII. *On the mitosis-meiosis relationship.* Cytologia, 10.

1941. Matthey, R. *Etude biologique et cytologique de Saga pedo Pallas (Orthoptères-Tettigoniidae).* Rev. suisse Zool., 48.

1941. —— *Les spirales chromosomiques.* Arch. Julius Klaus Stift. Vererbungsforsch., 16.

1942. —— *Contribution à l'étude cytologique de la parthénogénèse chez les Orthoptères: Pycnoscelus surinamensis L. (Blatt. Panchloridae).* Act. Soc. helvét. Sc. nat., 122.

1943. —— *L'ovogénèse et la cytologie de la parthénogénèse chez la Blatte Pycnoscelus surinamensis L. (Blatt. Panchlorinae).* Arch. Julius Klaus Stift. Vererbungsforsch., 18.

1945. —— *Les processus de la maturation chez Pycnoscelus surinamensis L.* Ibid. (sous presse).

1917. Mohr, O. *Sind die Heterochromosomen wahre Chromosomen? Untersuchungen über ihr Verhalten in der Ovogenese von Leptophyes punctatissima.* Arch. f. Zellforsch., 14.

1905. Moore, J. et Robinson, L. *On the behaviour of the nucleolus in the spermatogenesis of Periplaneta americana.* Journ. Micr. Sc., 48.

1909. Morse, M. *The nuclear components of the sex cells of four species of Cockroaches.* Arch. f. Zellforsch., 3.

1919. Nabours, R. K. *Parthenogenesis and crossing-over in the grouse locust, Apotettix.* Amer. Natur., 53.

1925. Nabours, R. K. et Foster, M. E. *Parthenogenesis in the grouse locust, Paratettix texanus Hancock.* Anat. Rec., 31.

1929. —— *Parthenogenesis and the inheritance of color patterns in the grouse locust Paratettix texanus Hancock.* Biol. Bull., 56.

1923. Nachtsheim, H. *Parthenogenese, Gynandromorphismus und Geschlechtsbestimmung bei Phasmiden.* Zeitschr. indukt. Abstammungs-Vererbungslehre, 38.

1937. Nebel, B. R. et Ruttle, M. L. *Chromosome structure.* XIII. *Meiosis in Dissosteira carolina L.* Zeitschr. Zellforsch., 26.

1929. Ohmachi, F. *Preliminary note on a case of facultative parthenogenesis in Loxoblemmus frontalis Shir. (Gryllidae).* Proc. Imp. Acad. Tokio, 5.

1943. Oksala, T. *Zytologische Studien an Odonaten. I. Chromosomenverhältnisse bei der Gattung Aeschna.* Ann. Acad. Sc. Fen. S. A. Biol. IV.

1924. Pehani, H. *Die Reifung der Geschlechtszellen bei Phasmiden. (Vorläufige Mitteilung.)* Biol. Zentralbl., 44.

1925. —— *Die Geschlechtszellen der Phasmiden. Zugleich ein Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Phasmiden.* Zeitschr. wiss. Zool., 125.

1928. Pomeyrol, R. *La parthénogénèse des Thysanoptères. La maturation des œufs parthénogénétiques chez Heliothrips haemorrhoidalis.* Bull. biol. France et Belgique, 62.

1927. Rehn, J. et Hebard, M. *The Orthoptera of the West Indies. Number 1: Blattidae.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 54.

1908. Robertson, W. R. B. *The chromosome complex of Syrbula admirabilis.* Kansas Univ. Sc. Bull., 4.

1919. —— *The presence of a longitudinal split in chromosomes prior to their union in parasynapsis.* Proc. Amer. Soc. Zool.

1930. —— *Chromosome studies. V. Diploidy and persistent chromosome relations in partheno produced Tettigidae (Apotettix eurycephalus and Paratettix texanus).* Journ. Morph., 50.

1940. Roeser, G. *Zur Kenntnis der Lebensweise der Gewächshausschabe Pycnoscelus surinamensis L.* Gartenbauwiss., 15.

1932. Romeis, B. *Taschenbuch der mikroskopischen Technik.* 13. Aufl. Munich et Berlin.

1935. Roonwal, M. *Über das Schneiden dotterreicher Eier.* Zool. Anz., 110.

1929. Saupe, R. *Zur Kenntnis der Lebensweise der Riesenschabe Blabera fusca Brunner und der Gewächshausschabe Pycnoscelus surinamensis L.* Zeitschr. angew. Entom., 14.

1936. Schrader, F. *The kinetochore or spindle fibre locus in Amphiuma tridactylum.* Biol. Bull., 70.

1939. —— *The structure of the kinetochore at meiosis.* Chromosoma, 1.

1940. —— *The formation of tetrads and the meiotic mitoses in the male of Rhytidoloma senilis Say (Hemiptera-Heteroptera).* Journ. Morph., 67.

1939. Seidler, B. *Vergleichend morphologische Untersuchungen der Eistruktur nahe verwandter Käferarten.* Zeitschr. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere, 36.

1943. SEILER, J. *Über den Ursprung der Parthenogenese und Polyploidie bei Schmetterlingen.* Arch. Julius Klaus Stift. Vererbungsforsch., 18.

1933. SLIFER, E. et KING, R. *Grasshopper- eggs and the paraffin method.* Sc., 78.

1940. SUOMALAINEN, E. *Beiträge zur Zytologie der parthenogenetischen Insekten.* I. *Coleoptera.* Ann. Acad. Sc. Fenn., S. A., 53.

1929. SWEZEY, C. H. *Parthenogenesis in a Phasgonurid, Xiphidiopsis lita, in Hawaii.* Proc. Hawaiian Ent. Soc., 7.

1928. VANDEL, A. *La parthénogénèse géographique.* Bull. biol. France et Belgique, 62.

1931. —— *La parthénogénèse.* Paris.

1907. WASSILIEFF, A. *Die Spermatogenese von Blatta germanica.* Arch. Mikr. Anat., 70.

1889. WHEELER, W. *The embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata.* Journ. Morph., 3.

1940. WHITE, M. *The origin and evolution of multiple sex-chromosome mechanisms.* Journ. Genetics, 40.

1925. WILSON, E. B. *The cell in development and heredity.* New-York.

1942. WOLF, E. *Die Chromosomen in der Spermatogenese einiger Nematoceren.* Chromosoma, 2.

1928. ZACHER, F. *Züchtung von Orthopteren.* In E. ABDERHALDEN: *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, Abt. 9, T. 1, Hälfte 2, Berlin.

BULLETIN-ANNEXE

DE LA

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

(TOME 52)

Août 1945

Assemblée générale de la Société suisse de Zoologie

siégeant à Lausanne, à l'Institut de Zoologie de l'Université

les 17 et 18 mars 1945

sous la présidence de

M. le professeur R. MATTHEY

Samedi 17 mars 1945

SÉANCE ADMINISTRATIVE

A 16 h. 30, le président salue les participants et leur souhaite la bienvenue. Il signale quelques modifications au programme des communications du lendemain, et donne lecture du

Rapport présidentiel.

Comité. — Professeur Robert Matthey, président; Dr Jacques de Beaumont, vice-président; Mlle Marguerite Narbel, secrétaire, tous trois à Lausanne; Dr E. Dottrens, trésorier et secrétaire général, à Genève; Dr E. Penard, président d'honneur, à Genève.

Etat des membres au 31 décembre 1944: 173. Le 7 juin 1944 est décédé le Dr J. Carl, à Genève; le 26 janvier 1945, s'est éteint à Neuchâtel le professeur O. Fuhrmann. La disparition de ces deux savants est une grande perte pour notre société. D'autre part, nous avons enregistré avec regret la démission de M. F. Hofmann et celle de M. F. Neeracher.

Activité scientifique. — L'assemblée générale de la Société a eu lieu à Zurich du 25 au 26 mars sous la présidence du professeur J. Seiler. 18 communications ont été présentées par MM. P. Lehmann, R. Geigy et A.-N. Aboim, M. Meyer-Holzapfel, H. Mislin, P. Gasche, G. Dubois, F. Strauss, G. Töndury, S. Rosin, J. Kälin et L. Knüsel (2), M. Reiff, H. Gloor, E. Hadorn et H. Graber, M. Fischberg, E. Heitz, K. Schäffer, J. Seiler.

La seconde assemblée, présidée par M. le prof. R. Matthey, a eu lieu à Sils-Maria, le 3 septembre, à l'occasion de la réunion de la Société Helvétique. La Société Entomologique s'était jointe à la nôtre. 9 communications ont été présentées par MM. J.-G. Baer et C. Joyeux, C. Ferrière, J. Florin, A. Nadig, R. Matthey, R. Menzel, F. Strauss, H. Gisin, H. Mislin, et M. Manger.

Les résumés de ces communications paraissent, comme d'habitude, ceux de l'assemblée de Zürich dans la *Revue suisse de Zoologie*, ceux de la réunion de Sils-Maria dans les *Actes de la Société Helvétique.*

Stations zoologiques. — Naples et Roscoff: Rien de nouveau.

Publications et finances. — La *Revue suisse de Zoologie*, organe de la Société, a reçu une subvention fédérale de 2.500 francs. Le volume 51 (1944) comprend 678 pages, soit 29 travaux, 2 planches et 319 figures dans le texte. Un bulletin-annexe de 13 pages a été consacré au protocole de l'assemblée générale de Zürich. La Société a contribué par un versement de 600 francs aux frais d'édition de la *Revue*. Enfin, la Station ornithologique de Sempach a reçu un subside de 150 francs.

Le président: R. Matthey.

Rapport du trésorier

La liste publiée dans le dernier bulletin-annexe de la *Revue* porte 174 membres, dont 172 cotisants. 156 membres ont payé leur cotisation, la moitié l'ont fait sans se faire prier, le trésorier les en remercie cordialement. Beaucoup ont attendu un second rappel pour s'exécuter. Au 15 mars, deux membres ne se sont pas encore acquittés de leur cotisation de 1944; nous faisons naturellement abstraction des quatorze membres à l'étranger, qu'on ne peut atteindre dans les circonstances actuelles.

Récapitulation des comptes:

	Doit	Avoir
Banque Pictet & Cie.		
Solde de l'exercice de 1943	332,25	
Intérêt des titres moins les frais	102,30	
Répartition 5% sur la créance de la Banque d'Escompte	100,45	
Solde créditeur à nouveau	———	535,—
Caisse et compte de chèques.		
Solde en caisse, exercice 1943	29,33	
Avoir en compte de chèques, déc. 1943 . .	750,—	
Cotisations	986,13	
Subside fédéral pour *Revue*	2.500,—	
Intérêts du compte de chèques	0,10	
Frais généraux		243,17
Subside fédéral versé à la *Revue*		2.500,—
Subside à la station de Sempach		150,—
Subside à la *Revue*		600,—
Tirage à part du bulletin-annexe		165,—
Solde en caisse au 8 janvier 1945		52,36
Solde créditeur au compte de chèques . .		555,03
	4.800,56	4.800,56

Les soldes créditeurs s'élèvent à 1142 fr. 39. C'est un montant un peu supérieur à celui de l'exercice précédent. En réalité, la diminution de recettes qui a résulté de la remise de la moitié de leur cotisation aux « Jeunes Zoologistes » s'est trouvée compensée

par la répartition tout occasionnelle du 5% de notre créance sur la Banque d'Escompte Suisse. Notre budget ne pourra s'équilibrer, dorénavant, sans l'apport des cotisations des membres de l'étranger.

Budget.

Le trésorier propose d'attribuer l'actif aux dépenses suivantes:

Subside à la *Revue suisse de Zoologie*	600,—
Tirage à part du bulletin-annexe	165,—
Subside à la station de Sempach	150,—
Frais généraux	227,39
	1.142,39

Capital au 9 janvier 1945.

Livret de dépôts Société de Banque Suisse	1.727,05
Pictet & Cie :	
Fr. 4.000 Obligations 3½% Ville de Genève 1937 . .	4.010,—
Fr. 2.019,15 créance Banque d'Escompte Suisse. . . .	60,—
3 Scrips Lombards	—
10 Obligations Danube-Save-Adriatique	85,—
	5.882,05

Le trésorier : E. Dottrens.

Rapport des commissaires-vérificateurs.

Les soussignés ont examiné les comptes de la Société zoologique suisse pour l'année 1944, en vérifiant l'exactitude des comptes, la concordance entre les écritures et les pièces justificatives. Ils ont contrôlé l'existence des titres en banque par l'état des fonds au 31 décembre 1944 et l'exactitude des soldes des comptes de chèques postaux et dans les banques.

La fortune de la Société zoologique suisse s'élevait au 31 décembre 1944 à 5.882 fr. 05.

Les vérificateurs engagent l'Assemblée à approuver les comptes de 1944 et à donner décharge au trésorier, avec remerciements pour sa bonne gestion.

Les vérificateurs :

P. Bovey. P. Revilliod.

Le rapport du trésorier et le budget proposé sont adoptés sans discussion.

La réduction de cotisation accordée aux Jeunes Zoologistes immatriculés dans une Université suisse est maintenue. Le trésorier se réserve le droit de faire à chaque séance un appel lui permettant de mettre au point la liste des bénéficiaires.

M. le Dr A. Pictet prie le Comité de voir s'il ne conviendrait pas de dispenser de la cotisation les membres qui sont depuis 40 ans et plus dans la Société.

Nouveaux membres. — M. Gert Andres, cand. phil., Zool. Institut, Bern; M. Hermann Roth, cand. phil., Zool. Institut, Bern; M. Gerhart Wagner, cand. phil., Zool. Institut, Bern; M. Jean Meyer, lic. ès sc., Station de zoologie expérimentale, 154, route de Malagnou, Genève; Mademoiselle Alix Margot, lic. ès sc., Laboratoire de zoologie, Lausanne; M. Jacques Aubert, lic. ès sc., Laboratoire de zoologie, Lausanne.

Les six candidats sont acceptés à l'unanimité.

Election du comité 1945-1946. — L'assemblée élit à l'unanimité le nouveau Comité:

Président: M. le professeur R. Geigy.
Vice-président: M. le Dr H. Hediger.
Secrétaire: M. le Dr H. Mislin.

Election des vérificateurs des comptes. — M. le Dr P. Revilliod désirant être relevé de ses fonctions, le président le remercie et l'Assemblée élit à sa place M. le Dr J. de Beaumont et confirme dans ses fonctions M. le Dr P. Bovey.

Divers. — M. le professeur Baltzer donne des renseignements détaillés sur les stations de Naples et Roscoff. Elles ont été toutes deux relativement épargnées par la guerre, le matériel, évacué, est resté presque intact. L'activité, suspendue pendant longtemps, s'y rétablit peu à peu et il est possible que dans quelques mois les places suisses soient de nouveau utilisables.

M. le professeur Hadorn propose que l'on place à l'avenir une partie des communications le samedi matin, cela pour éviter une accumulation de communications le dimanche matin. La décision est laissée au Comité annuel.

CONFÉRENCE GÉNÉRALE

17 h. 30

M. le Dr Jacques DE BEAUMONT: *L'origine et l'évolution des sociétés d'insectes.*

Dimanche 18 mars

SÉANCE SCIENTIFIQUE

R. GEIGY (Bâle): Sporogonie de *Plasmodium vivax* chez des *Anopheles* de provenance suisse.

P. STEINMANN (Aarau): *Frühreife und Zwergwuchs bei Salmoniden.*

R. ZINKERNAGEL (Bâle): *Haematomyzus elephantis* (Piaget).

M. LÜSCHER (Berne): Vergleich der Stilboestrol- und Colchicineinwirkung auf die Mitose des *Tubifex*-Eies.

W. HUBER (Berne): Der Mitoseablauf bei *Tubifex* unter dem Einfluss von Naphtho- oder Phenanthrenchinon.

F.-E. LEHMANN (Berne): Der Auf- und Abbau des Mitoseapparates beim *Tubifex*-Ei und seine stoffliche Beeinflussbarkeit.

H. HEDIGER (Bâle): Zur Biologie des Eichhörnchens *(Sciurus vulgaris)*.

A. SCHIFFERLI (Sempach): Vergleichende Untersuchungen über den cerebralen Myelinisationsprozess bei Huhn und Star.

H. MISLIN (Bâle): Zur Biologie der Chiropteren II. Erste Ergebnisse der Fledermausberingung im Jura (Beobachtungen in den Winterquartieren 1940—45).

A. WEBER (Genève): Destinées des fibres rétiniennes après section des nerfs optiques chez les larves d'Axolotl.

M. FISCHBERG (Berne): Ueber die Ausbildung des Geschlechts bei triploiden und einem haploiden *Triton alpestris.*

G. ANDRES (Berne): Ueber die Entwicklung xenoplastischer Labyrinthanlagen bei Urodelen (Austausch zwischen *Triton* und *Bombinator*).

E. HADORN (Zürich): Chimärische Verbindungen von *Triton*-Arten.

J. KOCH (Zürich): Die Oenocyten in der Metamorphose von *Drosophila.*

J. Aubert (Lausanne): Le microptérisme chez les Plécoptères (Perlariés).

Démonstrations de MM. Schäffer, Weber, Fischberg, Hadorn, Guénin.

Le samedi soir, un dîner offert par les autorités cantonales et universitaires réunit les membres de la Société au Restaurant du Grand-Chêne, M. le conseiller d'Etat P. Perret, M. le Dr A. Rosselet, recteur de l'Université, et M. le professeur R. Matthey, président annuel, y prirent la parole.

Le dimanche, après un vin d'honneur offert par la Commune de Lausanne pendant la suspension de séance, les participants se retrouvèrent pour déjeuner ensemble. M. le professeur R. Geigy en profita pour remercier le Comité annuel et donner quelques renseignements sur l'Institut tropical, récemment créé à Bâle.

La journée se termine par la visite d'une exposition de papillons organisée par le Musée zoologique, sous la direction de M. le Dr J. de Beaumont.

Le Comité annuel:

Le président : R. Matthey.

Le vice-président : J. de Beaumont.

La secrétaire : M. Narbel.

LISTE DES MEMBRES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

18 mars 1945.

Président d'honneur :

*Penard, Eugène, Dr ès Sc., rue Töpffer, 3, Genève.

A. Membre à vie :

*Naef, R.-M., Thun.

B. Membres ordinaires :

*Aboim, A. N., cand. phil., Instituto de Histologia da Faculdade de Medicina, Lisboa, Portugal.
*Altherr, E., Dr, Prof. au Collège, Aigle (Vaud).
André, E., Prof. Dr, rue Samuel-Constant, 4, Genève.
[1]) *Andres, Gert., cand. phil., Zool. Institut der Universität, Bern.
[1]) *Aubert, J., lic. ès sc., Lab. de Zool., Université, Lausanne.
*Aubert, S., lic. sc., Laboratoire de Zoologie, Université, Lausanne.
Baer, J. G., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel.
Baltzer, F., Prof. Dr, Zoolog. Inst. der Universität, Bern.
Barbey, Aug., Dr, Expert-Forestier, 10, rue Beau-Séjour, Lausanne.
Bäschlin, C., Dr, Seminarlehrer, Aarau.
*Baudin, L., Dr, chemin de la Rosière, Lausanne.
Baumann, F., Prof. Dr, Naturhist. Museum, Bern.
Baumeister, L., Dr, St. Gallerring 87, Basel.
Beaumont (de), J., Prof. Dr, Labor. de Zoologie, Université, Lausanne.
*Beyer, R., Frl. Dr, Kaiser Wilhelm Institut für medizinische Forschung, Heidelberg.
[1]) *Binder, E., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
[1]) *Binder-Neeser, J., Mme, Laboratoire de Zoologie, Université de Genève.
*Bischler, V., Mlle, Dr, Avenue de Champel, 19 *a*, Genève.
Blanc, M., lic. sc., Sablons 33, Neuchâtel.
Bloch, J., Prof. Dr, Burgunderstrasse 4, Solothurn.
Bloch-Weil, S., Frau Dr, Steinenring 19, Basel.
Blome, A., Elsässerstrasse 44, Basel.
Bluntschli, H., Prof. Dr, Anatomisches Institut der Universität, Bern

*Böni-Geiger, A., Dr, Gymnasiallehrer, Gundeldingerstr. 367, Basel.
[1]) *Bösiger-Ensner, E., cand. phil., Kasernenstrasse 34, Basel.
*Bovet, Daniel, Dr, Institut Pasteur, Paris.
Bovey, P., Dr, Entomologiste Stat. féd. essais vit., Lausanne.
[1]) *Bretscher, Alfred, cand. phil., Zool. Institut, Universität, Bern.
*Brocher, J.-E.-W., Dr, place Claparède 5, Genève.
Büchi, Otmar, Dr, Conservateur du Musée d'hist. nat. Fribourg, Vignettaz, 60, Fribourg.
Burckhardt, Gottl., Dr, Hirzbodenweg 98, Basel.
*Bürger, André, Assistant, Institut Zool., Université, Neuchâtel.
Chappuis, P.-A., Dr phil., Université, Barlangkutató Intézete Kolozsvár (Hongrie) (p. a. MM. A. Sarasin & Cie, case postale 1, Basel).
Cuony, Jean-Auguste, pharmacien, av. de la Gare, Fribourg.
*Curry, H. A., Dr, Blumenstrasse 12, München 55 (Bayern).
Delachaux, Th., Dr, Prof. au Gymnase, Chemin à Jean, Corcelles (Neuchâtel).
Dohrn, R., Prof. Dr, Via Crispi 92, Naples (Italie).
Dottrens, E., Dr sc., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Du Bois, A.-M., Mlle, Dr, Laboratoire d'histologie, Ecole de médecine, Genève.
Dubois, G., Dr, faub. du Crêt 23, Neuchâtel.
Duerst, J. Ulr., Prof. Dr, Tierspital, Bern.
*Eder, L., Dr, Lehrer, Spalenring 67, Basel.
Erhard, H., Prof. Dr, Zoolog. Institut, Luisenstr. 14, München.
Escher, K., Prof. Dr, Hinterbergstrasse 68, Zürich.
Faes, H., Dr, Directeur Station fédérale essais viticoles, Montagibert, Lausanne.
Fankhauser, G., Dr, Dept. of Zoology, Princeton University, Princeton, N.J., U.S.A.
Favre, J., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Ferrière, Ch., Dr, route de Florissant 45 *ter*, Genève.
[1]) *Fischberg, Michael, cand. phil., Zoolog. Institut, Universität, Zürich.
[1]) *Florin, J., cand. phil., Zool. Institut E.T.H., Zürich.
Forcart, L., Dr, Custos, Naturh. Museum, Basel.
*Frei-Goessler, Frau Dr, Castel Riant en Manfroi, Nyon (Vaud).
Fuhrmann, O., Prof. Dr, Université, Neuchâtel.
Gasche, P., Dr, Gesellschaft für Chemische Industrie « Ciba », Basel.
Geigy, R., Dr, Prof., Riehenstrasse 394, Basel.
Gerber, A., Dr, Niederholzstr. 65, Riehen (Basel).
Gisi, Julie, Fräul. Dr, Lehrerin an der Töchterschule, Burgunderstr. 40, Basel.
*Gisin-Metzer, Hans, Gymnasiallerher, Römerfeldstr. 1, Riehen (Basel).
Gisin, Hermann, Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*Gloor, H., Dr, Winterthurerstrasse 52, Zürich.
*Graber, Hans, Sekundarlehrer, Corrodistrasse 7, Zürich.
[1]) *Grob, Hans, cand. phil., Pfäffikon (Zürich).
*Guénin, A., Assistant, Institut Zool., Université, Lausanne.

*Guntert, H., D^r, Ibach, Schwyz.
Guyénot, E., Prof. D^r, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Hadorn, E., Prof. D^r phil., Zool. Inst. Universität, Zürich.
[1]) *Haller, P. H., cand. phil., Zool. Anstalt, Universität, Basel.
Hämmerli-Boveri, Victoire, Frau D^r, Ottostr. 20, Chur.
Handschin, Ed., Prof. D^r, Missionsstr. 9, Basel.
Hediger, H., Prof. D^r, Zoolog. Garten, Basel.
Hofmänner, Barthol., D^r, Prof. au Gymnase, Bois Gentil 7, La Chaux-de-Fonds.
*Huber, A., D^r, Lehrer am Realgymnasium, Holeeletten 20, Basel.
[1]) *Huber, W., cand. phil., Reiserstrasse 59, Olten.
*Hübscher, H., D^r, Reallehrer, Feldstrasse 17, Schaffhausen.
[1])* Humbel, E., cand. rer. nat., Bahnhofplatz 1, Brugg.
[1]) *Jenny, Werner, cand. phil., Scheuchzerstrasse 167, Zürich.
Kaelin, J., Prof. D^r, Pérolles 24, Fribourg.
Keiser, Fred., D^r, Kluserstrasse 2, Basel.
Knopfli, W., D^r, Stauffacherstrasse 9, Zürich.
[1])* Koch, Joseph, cand. phil., Neugasse 15, Zug.
[1]) *Kocher, Cl., cand. phil., Zool. Anstalt, Universität, Basel.
*Krebser, W., Buchhändler, Thun.
Küenzi, W., D^r, Gymnasiallehrer, Kistlerweg 34, Bern.
[1]) *Lachenal, Ariane, M^lle, stud. phil., 86, route de Florissant, Genève.
Lehmann, F. E., Prof. D^r, Willadingweg 32, Bern.
Lessert (de), R., D^r, Buchillon (Vaud).
Linder, C., anc. prof., D^r, avenue du Mont-d'Or, 31, Lausanne.
* Lüscher, M., D^r, Schosshaldenstrasse 38, Bern.
* Lutz, H., Dr, Stolzestrasse 24, Zürich 6.
[1]) *Margot, Alix, lic. ès sc., Lab. de Zool., Université, Lausanne.
Matthey, R., Prof. D^r, Institut de Zoologie, Université, Lausanne.
Mermod, G., D^r, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Meyer, Frieda, Fräul., D^r, Weiningerstrasse 27, Dietikon (Zürich).
[1]) *Meyer, Jean, lic. ès sc., Stat. de Zool. Expér., route de Malagnou, Genève.
Meyer-Holzapfel, M., Frau D^r, Dalmaziquai 149, Bern.
Michel, F., D^r, Niesenstrasse 17, Thun.
Mislin, H., D^r, Kilchgrundstr. 36, Riehen (Basel).
Monard, A., Prof. D^r, Musée d'Histoire naturelle, La Chaux-de-Fonds.
Montet, Gabrielle, M^lle, D^r, Naturhist. Museum, Bern.
Morgenthaler, O., D^r, Landwirtsch. Versuchsanstalt, Bienenabteilung, Bern-Liebefeld.
Müller, R., D^r, Lehrer, Helvetiastrasse 21, Bern.
Nadig, Ad., D^r jur., Haldenhof, Chur.
Nadig, Ad., D^r, Masanserstrasse 95, Chur.
Naef, A., Prof., D^r, rue Pasteur 8, Héliopolis (Egypte).
[1])* Narbel, M., M^lle, cand. sc., Labor. Zool. et Anat., Université, Lausanne.
*Neukomm, Serge, cand. med., avenue de la Sallaz 16, Lausanne.

Noll, H., D^r^, Paradiesenhofstrasse 103, Basel.
Nüesch, H., D^r^, Zool. Anstalt, Universität, Basel.
*Ochsé, W., D^r^., Zoolog. Anst. Universität, Basel.
*Perrot, J.-L., D^r^, Le Verex, Allaman (Vaud).
*Perrot, M., D^r^, Zoolog. Department Missouri University, Columbia (Miss.), U.S.A.
Peyer, Bernh., Prof., D^r^, Rosenbühlst. 28, Zürich.
Pictet, Arnold, D^r^, route de Lausanne 102, Genève.
*Piquet, J. M^lle^, D^r^, 25, boulevard Georges-Favon, Genève.
*Plattner, W., D^r^, Schneebergstrasse 4, St. Gallen.
*Ponse, Kitty, M^lle^, Prof. D^r^, Institut de Zoologie, route de Malagnou, 154, Genève.
Popoff, N., Prof. D^r^, Ecole de Médecine, Lausanne.
Portmann, Ad., Prof. D^r^, Zool. Anst., Universität, Basel.
*Pruvot-Fol, M^me^, D^r^, rue de Fontenay 12, Sceaux, Seine (France).
Reichensperger, Aug., Prof., D^r^, Zoolog. Institut, Universität, Bonn a/Rhein.
*Reiff, M., D^r^, Florastrasse 1, Zürich.
*Reinhardt, O., Dr., Neptunstrasse 45, Zürich 7.
Revilliod, Pierre, D^r^, Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*Rey, A., D^r^, 3, rue de l'Hôtel-de-Ville, Genève.
*Rosin, S., D^r^, Zool. Institut, Universität, Bern.
[1]) *Roth, Hermann, cand. phil., Zool. Institut, Universität, Bern.
[1]) *Sandreuter, Frl. H., cand. phil. Aeschenstrasse 20, Basel.
Schaeppi, Th., D^r^, Sprensenbühlstrasse 7, Zürich 7.
*Schäffer, Käthe, Frl., D^r^, Zoolog. Anstalt, Universität, Basel.
Schaub, S., D^r^, Breisacherstrasse 35, Basel.
Schenkel, E., D^r^, Lenzgasse 24, Basel.
Schifferli, A., D^r^, Sempach.
Schinz, H. R., Prof. Dr., Kurhausstrasse 78, Zürich.
Schmassmann, W., D^r^, Bezirkslehrer, Liestal.
Schmelz, O., médecin-dentiste, rue Léopold Robert, 64, La Chaux-de-Fonds.
*Schmid, H., D^r^ méd., rue du Stand, Bienne.
*Schmidt-Ehrenberg, L., Fräul. D^r^, Susenbergstrasse 93, Zürich.
Schneider, Gust., Präparator, Grenzacherstrasse 67, Basel.
Schneider-Orelli, O., Prof., D^r^, Entomolog. Institut der Eidgen. Techn. Hochschule, Zürich.
Schönmann, W., Dr., Schützengasse 86, Biel.
Schopfer, W. H., Prof. D^r^., Jubiläumstr. 57, Bern.
Schotté, O., z. Z. Amherst College, Mass. (U.S.A.).
*Schreyer, O., D^r^, Seminar, Hofwil, Kt. Bern.
Seiler-Neuenschwander, J., Prof., D^r^, Zoologisches Institut, E.T.H., Zürich.
*Sprenger, K., D^r^, Zool. Anstalt, Universität, Basel.
*Stäuble, Aloys, Dr., Institut Bethlehem, Immensee.
*Stauffer, Erwin, D^r^, Alpenstrasse 58, Biel.

STEINER-BALTZER, A., Dr, Gymn.-Lehrer, Rabbentalstrasse 51, Bern.
STEINER, G., Dr, Division of Nematology, Bureau of Plant Industry, Dept. of Agriculture, Washington (U.S.A.)
STEINER, H., Prof. Dr, Heilighüsli 10, Zürich 7.
STEINMANN, P., Dr, Prof. a. d. Kantonsschule, Aarau.
STOHLER, R., Dr, 1584, Milvia Str., Berkeley, Californie (U.S.A.)
*STOLL, Eva, Frl., Dr, Weinplatz 3, Zürich 1.
*STOUTZ (de), Huguette, Mlle, 7, rue de l'Evêché, Genève.
STRAUSS, F., Dr med., Mittelstrasse 36, Bern.
*SUTTER, E., Dr, Zool. Institut, Universität, Zürich.
*SZEPSENWOL, Dr J., Instituto di Anatomia, Univ., Calle Cangallo 2447, Buenos Aires, Resp. Argentina.
THEILER, A., Prof., Dr, Sternhalde 6, Luzern.
1) *TOBLER, Albert, cand. phil., Lavaterstrasse, Zürich.
TÖNDURY, G., Prof. Dr, Keltenstrasse 37, Zürich 7.
*ULRICH, H., Dr, Zool. Institut, Universität, Göttingen (Allemagne).
VALLETTE, M., Mlle, Dr, boulevard de la Tour, 14, Genève.
VONWILLER, P., Dr, Kant. Pflegeanstalten, Rheinau (Zürich).
1) *WAGNER, Gerhart, cand. phil., Zool. Institut, Universität, Bern.
WALTER, Ch., Dr, Lehrer, Bättwilerstrasse 2, Basel.
*WEBER, J.-A., Prof. Dr, Institut d'Anatomie, Ecole de Médecine, Genève.
WEBER, Maurice, Dr, Grandchamp-Areuse (Neuchâtel).
WELTI, E., Mme, Dr, chemin des Voirons, Grange-Falquet, Genève.
WERDER, O., Dr, Tannenstrasse 13, St. Gallen C.
WETTSTEIN, E., Prof. Dr, Hadlaubstrasse 51, Zürich 6.
*WIESMANN, R., Dr, Firma Geigy, Basel.
WILDHABER, M.-A., Dr pharm., rue de l'Orangerie, Neuchâtel.
*WOKER, Hanspeter, Dr, Hochstrasse 39, Zürich 7.
*ZALOKAR, Marko, lic. sc., Station de Zool., 154, r. Malagnou, Genève.
ZEHNTNER, L., Dr, Reigoldswil (Baselland).
ZINKERNAGEL, R., Dr, Sieglinweg 18, Riehen (Basel).

Les membres dont le nom est précédé d'un * ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

Ceux dont le nom est précédé d'un 1) bénéficient de la demi-cotisation consentie aux jeunes zoologistes.

Prière de communiquer les changements d'adresse au Secrétaire général, M. le Dr E. DOTTRENS, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

TOME 52

Avec 1 planche

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1945

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

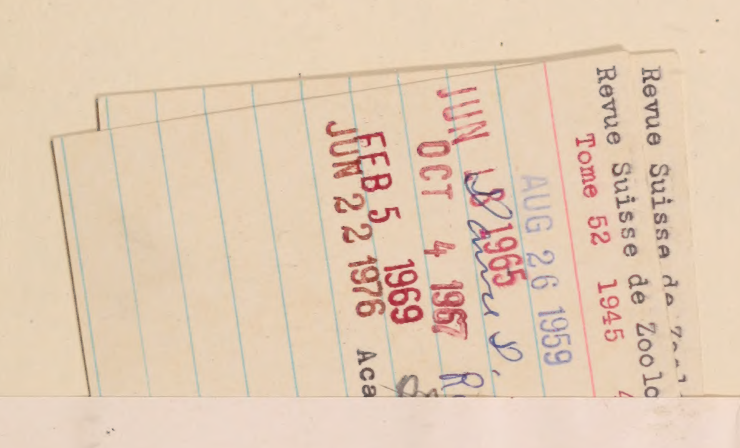
EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

TOME 52

Avec 1 planche

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1945


Revue Suisse de Zoolo
Tome 52 1945
AUG 26 1959
JUN 18 1965
OCT 4 1967
FEB 5 1969
JUN 22 1976

AMNH LIBRARY
100163661